

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iii
ABSTRACT	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	x
REMERCIEMENTS	xiii
AVANT-PROPOS	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1. De l'individu aux stratégies biodémographiques	1
1.1. Le compromis dans l'allocation des ressources	1
1.2. La condition corporelle	2
1.3. L'âge	3
1.4. Le coût de la reproduction	4
2. Les principaux facteurs environnementaux influençant les stratégies biodémographiques	4
2.1. La densité de population	5
2.2. Le climat et la végétation	6
2.3. Les effets synergiques de la densité de population et du climat	7
2.4. Les délais temporels	8
3. Les contraintes saisonnières	9
4. L'étude des stratégies biodémographiques	10
5. Modèles biodémographiques	11
Problématique à l'étude	11
Objectifs et hypothèses	12
Approche méthodologique	13
CHAPITRE 1 Synergistic effects of population density and environmental factors on the body condition of female white-tailed deer in autumn	15
RÉSUMÉ	16
ABSTRACT	17
INTRODUCTION	18
METHODS	22
Study area and population	22
Body condition	22

Population density	23
Climatic conditions	23
Vegetation	24
Statistical analyses	24
RESULTS	26
Dressed body mass	28
Peroneus muscle mass	28
Rump fat thickness	28
DISCUSSION	32
ACKNOWLEDGMENTS	35
REFERENCES	35
CHAPITRE 2 Reproductive plasticity of female white-tailed deer at high density and under harsh climatic conditions	41
RÉSUMÉ	42
ABSTRACT	43
INTRODUCTION	44
METHODS	46
Study area and deer population	46
Female reproductive status	46
Post-reproductive body condition	47
Influence of environmental factors on female reproduction	48
Statistical analyses	50
RESULTS	51
Influence of environmental factors on female reproduction	51
Post-reproductive body condition	57
DISCUSSION	61
Density and environmental influences on female reproduction	61
Post-reproductive body condition	63
Further considerations	64
ACKNOWLEDGEMENTS	64
REFERENCES	65
CONCLUSION GÉNÉRALE	70
L'importance de considérer la densité de population	71
L'importance de considérer les facteurs environnementaux	72

La gestion d'un ongulé surabondant dans un environnement saisonnier	73
Limitations et perspectives de recherche	76
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE.....	78
APPENDIX 1.....	87
APPENDIX 2.....	88
APPENDIX 3.....	89
APPENDIX 4.....	95
APPENDIX 5.....	96
APPENDIX 6.....	97
APPENDIX 7.....	98
APPENDIX 8.....	99
APPENDIX 9.....	103
APPENDIX 10.....	104

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1. Direction of the predicted responses of body condition parameters to individual characteristics and environmental conditions for adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Parameters of body condition include dressed body mass, peroneus muscle mass, and rump fat thickness. Peroneus muscle mass was used as an index of body protein reserves, whereas rump fat thickness was used as a proxy of body fat reserves.	21
Table 1.2. Most parsimonious models explaining the variation of body condition parameters (dressed body mass, $n = 2718$; peroneus muscle mass, $n = 2721$; rump fat thickness, $n = 2715$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k) and Akaike's Information Criterion (AIC) values are presented. See details of hierarchical selection of all models tested in Appendix 3.	27
Table 1.3. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with t and 95% CI) from the best-supported linear mixed-effects model describing dressed body mass ($n = 2718$), peroneus muscle mass ($n = 2721$) and rump fat thickness ($n = 2715$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.	29
Table 2.1. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with Z and 95% CI) from the best-supported generalized linear mixed-effects models describing litter size at conception ($n = 1089$) and age at first reproduction ($n = 248$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.	53
Table 2.2. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with t and 95% CI) from linear mixed-effects models describing dressed body mass ($n = 1061$), peroneus muscle mass ($n = 1073$) and rump fat thickness ($n = 1071$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014) according to reproduction parameters. The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.	58
Table A2.1. Details of the explanatory variables (type, name, abbreviation, minimum, maximum and mean) used to assess changes in the body condition parameters of adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013.	88
Table A3.1. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [Δ AIC] values) explaining dressed body mass (DM; $n = 2718$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.	89
Table A3.2. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [Δ AIC] values) explaining peroneus muscle mass (PM; $n = 2721$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.	91

Table A3.3. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [Δ AIC] values) explaining rump fat thickness (RF; $n = 2715$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.	93
Table A6.1. Sample size of females measured and pairs of ovaries collected on harvested female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014).	97
Table A7.1. Details of the explanatory variables (type, name, abbreviation, minimum, maximum and mean) used to assess changes in reproductive effort and post-reproductive body condition of adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014).	98
Table A8.1. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike Information Criterion [Δ AIC] values) explaining litter size at conception (LS; $n = 1089$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 2) and improves it through hierarchical steps (Models 3–28). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.	99
Table A8.2. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike Information Criterion [Δ AIC] values) explaining age at first conception (AF; $n = 248$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–27). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.	101
Table A9.1. All models explaining the variation of post-reproductive body condition parameters (dressed body mass, $n = 1061$; peroneus muscle mass, $n = 1073$; rump fat thickness, $n = 1071$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k) is presented.	103
Table A10.1. Sample sizes of female white-tailed deer and average litter size at conception for 1089 females of different ages on Anticosti Island (Québec, Canada).....	104

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1. Location of the 5 study zones from which deer were harvested from 2002 to 2013 on Anticosti Island (Québec, Canada): West end (We), West (W), Central (C), North-East (NE), and South-East (SE).	23
Figure 1.2. Variation of dressed body mass according to age of adult females (both lactating and non-lactating) harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Middle horizontal bars indicate medians. Sample sizes for each age class are indicated above bar.	30
Figure 1.3. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of dressed body mass for adult female white-tailed deer relative to population density and spring NDVI values on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Low density was set at 7.5 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 18.0 deer seen per hunter per day. A zero value of NDVI indicates no vegetation whereas values close to 1 indicate the highest abundance of vegetation.	31
Figure 1.4. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of rump fat thickness for adult female white-tailed deer relative to population density and winter precipitation on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Low density was set at 7.5 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 18.0 deer seen per hunter per day.	32
Figure 2.1. Location of the 5 study zones from which deer were harvested from 2002 to 2014 on Anticosti Island (Québec, Canada): West end (We), West (W), Central (C), North-East (NE), and South-East (SE).	48
Figure 2.2. Influence of a) population density (deer seen per hunter per day) at conception (i.e., year before the harvest) and b) population density during the year of birth on litter size for white-tailed deer females harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Predicted line ($\pm$ SE in dotted lines) is drawn from parameters estimated with generalized linear mixed-effects models.	54
Figure 2.3. The relationship between litter size at conception and age at conception for female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). The curve shown is the result of fitting a generalized additive mixed model with a smoothing spline. The solid line is the predicted value of litter size at conception as a function of age. The dashed lines are approximate 95% pointwise confidence intervals. The short inside tick marks on the abscissa represent the proportion of observations.	55
Figure 2.4. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of age at first reproduction for adult female white-tailed deer relative to population density and the rate of the spring green-up during the year of birth on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Low density was set at 7 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 19 deer seen per hunter per day.	56
Figure 2.5. Influence of lactation status on a) dressed body mass, b) peroneus muscle mass and c) rump fat thickness in autumn for female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Middle horizontal bars indicate medians; boxes represent the range between first and third quartiles; vertical bars represent the range between the 5 th and 95 th percentiles, and black dots are outliers.	59

Figure 2.6. Influence of litter size at conception on body condition in the following autumn for female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Middle horizontal bars indicate medians; boxes represent the range between first and third quartiles; vertical bars represent the range between the 5th and 95th percentiles, and black dots are outliers..... 60

Figure A1.1. Annual and spatial variability in the number of white-tailed deer seen per hunter per day among the different study zones of Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Data from 2002–2006 are taken from Simard *et al.* (2014)..... 87

Figure A4.1. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of rump fat thickness for non-lactating ($n = 847$) and lactating ($n = 1868$) adult female white-tailed deer during autumn on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002–2013. Dates in autumn ranged from 1 September to 5 December.... 95

Figure A5.1. Variation in the rate of the spring green-up [slope of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) between 1 May and 21 June] in relation to spring NDVI on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Adjusted R-squared = 0.69..... 96

“We abuse land because we regard it as a commodity belonging to us.
When we see land as a community to which we belong, we may begin to use it with love and respect.”

Aldo Leopold

- À ma famille et mes amis qui m'encouragent continuellement à poursuivre mes rêves

REMERCIEMENTS

En commençant cette maîtrise, je pensais changer le monde. Aujourd'hui, bien qu'un peu plus réaliste, je reste toujours aussi enthousiaste à l'idée de faire une différence. J'aimerais remercier tous ceux qui ont contribué de près ou de loin à faire de ma maîtrise mon premier pas vers cette différence.

Tout d'abord, j'aimerais remercier Steeve Côté, mon directeur de recherche. Steeve, merci de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce projet, et surtout, d'avoir cru en mon potentiel pour faire cette maîtrise. Avec le recul, je me rends compte à quel point la formation sous ta direction est enrichissante. J'aime penser que ta rigueur et que ton efficacité au travail m'ont contaminée. Je tiens aussi sincèrement à te remercier pour tes encouragements tout au long de mon parcours. Enfin, merci de m'avoir donné la chance de devenir Miss Ovaires 2016!

Je tiens à remercier Anouk Simard pour sa collaboration tout au long de mon projet. Anouk, merci de toujours avoir pris le temps de répondre à mes questions depuis le début. Disons que ton passage dans le monde des stratégies biodémographiques a grandement facilité le mien. Merci de m'avoir transmis toutes ces connaissances précieuses sur les ovaires. J'aimerais aussi remercier Jean-Pierre Tremblay et Christian Dussault pour accepter sans hésitation, chaque fois, de faire partie de mon comité d'évaluation. Merci pour vos commentaires constructifs qui m'ont fait réfléchir.

Un énorme merci à toute l'équipe de la Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti pour leur contribution à mon projet. Merci aux professionnels de recherche, aux assistants de terrain et de laboratoire, aux techniciens, aux étudiants gradués et aux résidents de l'île d'Anticosti. J'aimerais particulièrement remercier Sonia de Bellefeuille. Sonia merci pour l'aide inestimable que tu m'as apportée tout au long de mon projet. Sans toi, je serais encore en train de démêler mes fichiers Excel. Merci pour ta générosité sans limite. Merci également à Julien Hénault-Richard et à Caroline Hins qui ont pris la relève. Ce fût un réel plaisir de gérer des problèmes de fichiers et d'échantillons avec vous. Je suis également très reconnaissante à Marie-Claude Martin pour la gestion des milliers d'échantillons au laboratoire. Un grand merci à Aimée Benoist-Chénier qui a travaillé à la collecte de données et d'échantillons qui ont été indispensables à mon projet.

Tout au long de ma maîtrise, j'ai eu la chance d'être entourée de gens formidable qui ont grandement contribué à la réussite de ce projet. Merci à la gang du labo, sans qui les journées et les soirées auraient été drôlement plus longues. Besty, Mic et Sab, vous m'avez montré que la maîtrise, ce n'est pas seulement du

travail, mais c'est aussi bâtir des amitiés solides. Nos fous rires et nos histoires rocambolesques sont magiques. Ma maîtrise aura été beaucoup plus agréable avec vos âneries. J'espère qu'il y aura assez de métal dans le chandelier juif pour vous fabriquer d'énormes médaillons en guise de remerciements. Andrea, que de bons moments à tes côtés. I remember our hikes, our discussions about life and our vegetarian meals in Quebec city. See you soon in Montana! Mountain goats rock! Mael et Mathieu, merci infiniment de ne jamais barrer votre porte de bureau. Je suis débarquée tellement souvent à l'improviste pour vous poser des questions en vous disant : « j'ai une mini question pour vous ». Vous preniez toujours le temps de me répondre. Merci mille fois. Merci aux autres membres du labo. avec qui j'ai partagé ces dernières années : Barb, Emilie, Nico, Marianne, Pat, Dal, Clara, Ed, Max, Fred, Jérôme, Antoine, Béa, Flo, Bob et Myriam. Je garde de très bons souvenirs des moments passés avec chacun de vous.

Merci à mes amis en dehors du labo. qui occupent une place vraiment importante dans ma vie et qui y sont pour beaucoup dans ce projet. J'aimerais particulièrement remercier certains d'entre eux qui m'ont vu passer par une série d'émotions. Ge, merci pour ta folie et tes encouragements tout au long de mon cheminement. Tu m'as donné la force de changer les choses et de croire en moi. Je t'aime tellement! Seb et toi m'accueillez toujours à bras ouverts et je l'apprécie énormément. Merci à vous deux. Suz, merci d'être mon bouquet de menthe... tellement rafraîchissant. Ton sourire et ta joie de vivre me contaminent continuellement. Merci également pour nos discussions, dans lesquelles ta déformation professionnelle m'aide à rationaliser mes craintes. Stan, merci de t'intéresser autant à ce que je fais, même si tu ne comprends pas toujours tout. Tu es celui qui m'écoute, qui me console, qui me fait rire, qui me fait boire et qui me raisonne. Un poème en alexandrins représenterait si peu à côté des remerciements que j'aimerais t'offrir. J.-C., tu auras fait parti de mon périple à Québec! Si la tendance se maintient, d'ici un an ou deux, on devrait se retrouver à nouveau dans la même ville. Merci pour ces soirées à discuter et ces soupers qui ont parfois pris l'allure d'un bon film de comédie.

Un énorme merci à ma famille. Merci à mes parents de constamment accepter mes choix, même ceux qui ne leurs paraissent pas nécessairement logiques. Vous m'avez accompagné dans mon cheminement et supporté du début à la fin, peu importe mes décisions. Je reste votre fille aux mille et un projets. Jo, merci d'être toujours là pour moi. C'est réconfortant d'avoir un grand frère autant à l'écoute et qui sait comment me faire rire. Merci à Véronique et à toi de me recevoir avec de délicieux plats japonais. Ça c'est mon confort food! Ana et Miro, vous êtes exceptionnels! Vous arrivez à me faire oublier les tracas de la vie en un temps record. Je vous adore!

Bon, je sais bien que mes chiens ne liront jamais ce message, mais quel bonheur de les retrouver tous les soirs, à mon retour de l'université. Yakee et Kimoh, je vous aime!

Le plus grand des remerciements à « mon doux, mon tendre, mon merveilleux amour ». LoZ, je suis tellement heureuse d'avoir croisé ton chemin, sous un ciel étoilé. Que ce soit de façon volontaire ou involontaire, tu me fais beaucoup rire mon gros chameau. Merci de m'écouter parler de gras de fesse et d'ovaires depuis qu'on se connaît. Merci à toi, à toute ta famille et à tous tes amis pour les bons moments... et les plus difficiles. Je vous en suis infiniment reconnaissante.

Pour conclure, je tiens à remercier les organismes et les compagnies suivants pour leur contribution à ce projet : le Conseil de recherche en sciences et génie du Canada (CRSNG), Produits Forestiers Anticosti, le gouvernement du Québec, Sépaq Anticosti, Pétrolia, Gestion Solifor, Safari Anticosti, la pourvoirie du Lac Geneviève et le Service canadien des forêts.

AVANT-PROPOS

L'objectif général de mon mémoire de maîtrise est de mieux comprendre comment les femelles d'une population surabondante de cerfs de Virginie à l'île d'Anticosti allouent leurs ressources aux différents traits biodémographiques, selon les contraintes de l'environnement. Mon mémoire débute par une introduction générale rédigée en français. Elle situe la problématique à l'étude dans le cadre général des connaissances scientifiques actuelles liées aux stratégies biodémographiques chez les ongulés. Cette introduction est suivie de deux chapitres présentés sous la forme d'articles scientifiques rédigés en anglais, en vue d'une publication dans des revues scientifiques de calibre international. Mon mémoire se termine par une conclusion générale rédigée en français, qui résume la contribution de mon mémoire aux connaissances scientifiques et qui suggère des pistes de recherche et des recommandations pratiques tirées de mes résultats.

Je suis l'auteure principale de tous les chapitres de mon mémoire, qui ont été écrits en collaboration avec mon directeur Dr Steeve D. Côté, professeur au Département de biologie de l'Université Laval et titulaire de la Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti. Pour le premier chapitre, j'ai bénéficié de la collaboration du Dr Mael Le Corre, chercheur au sein du groupe Caribou Ungava du même département. Pour le deuxième chapitre, j'ai bénéficié de la collaboration du Dre Marie Anouk Simard, chercheure au Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la biodiversité et des maladies de la Faune.

En tant que première auteure, j'étais responsable du développement des hypothèses et des prédictions, de la lecture des échantillons en laboratoire, de la compilation et des analyses de données et de la rédaction. En tant que coauteur, mon directeur a contribué à l'élaboration de mon projet, à l'interprétation des résultats, à la révision des différents chapitres et à leur approbation finale. Il a assuré le financement du projet et a coordonné la récolte des données. En tant que coauteur du premier chapitre, Dr Mael Le Corre a contribué à l'extraction des données environnementales, aux analyses de données et à la rédaction. En tant que coauteure du deuxième chapitre, Dre Marie Anouk Simard a contribué à la collecte de données sur le terrain, à la lecture des échantillons en laboratoire, à la compilation des données et à la rédaction.

Le premier chapitre de mon mémoire visait à mieux comprendre l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur les paramètres individuels de la condition corporelle des femelles du cerf de Virginie récoltées pendant la chasse à l'automne sur l'île d'Anticosti. Il s'intitule « *Synergistic effects of population density and environmental factors on the body condition of female white-tailed deer in autumn* ». Ce chapitre a nécessité, en partie, les données de terrain issues du doctorat du Dre Marie Anouk Simard.

Le deuxième chapitre de mon mémoire visait à étudier l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur les stratégies biodémographiques des femelles du cerf de Virginie, principalement la reproduction, et de mieux comprendre les conséquences post-reproductives sur la condition corporelle de ces femelles. Il s'intitule « *Reproductive plasticity of female white-tailed deer at high density and under harsh climatic conditions* ». Ce chapitre a également nécessité, en partie, les données de terrain issues du doctorat du Dre Marie Anouk Simard.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

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

1. De l'individu aux stratégies biodémographiques

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

1.1. Le compromis dans l'allocation des ressources

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

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

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

1.2. La condition corporelle

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

1.3. L'âge

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

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

1.4. Le coût de la reproduction

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

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

2. Les principaux facteurs environnementaux influençant les stratégies biodémographiques

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

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

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

2.1. La densité de population

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

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

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

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

2.2. Le climat et la végétation

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

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

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

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

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

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

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

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

2.4. Les délais temporels

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

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

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

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

3. Les contraintes saisonnières

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

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

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

4. L'étude des stratégies biodémographiques

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

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

5. Modèles biodémographiques

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

Problématique à l'étude

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

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

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

Objectifs et hypothèses

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

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

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

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

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

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

Approche méthodologique

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

L'évaluation de la condition corporelle

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

L'évaluation de l'effort reproducteur

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

CHAPITRE 1

Synergistic effects of population density and environmental factors on the body condition of female white-tailed deer in autumn

PASCALE AYOTTE^{1§}, MAEL LE CORRE² & STEEVE D. CÔTÉ¹

¹Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti; Département de biologie and Centre d'études nordiques; Université Laval; Québec, QC, Canada, G1V 0A6.

²Caribou Ungava; Département de biologie and Centre d'études nordiques; Université Laval; Québec, QC, Canada G1V 0A6.

[§]Corresponding author; Tel: 418 656-2131 #8152; E-mail: pascale.ayotte.1@ulaval.ca

RÉSUMÉ

La capacité à prédire l'allocation d'énergie aux différents paramètres de la condition corporelle, en fonction des contraintes environnementales, est une composante clé dans la compréhension des processus gouvernant la dynamique des populations. Grâce à un suivi à long terme (2002–2013), nous avons évalué l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur les paramètres individuels de la condition corporelle des femelles du cerf de Virginie récoltées pendant la chasse à l'automne sur l'île d'Anticosti, Québec, Canada. Nous avons utilisé la masse corporelle, la masse du muscle péronier et l'épaisseur du gras sous-cutané de la fesse pour évaluer le statut nutritionnel de 3 123 femelles. Nous avons observé que la demande énergétique induite par la lactation affectait négativement tous les paramètres de la condition corporelle à l'automne. Une densité de population élevée réduisait les gains automnaux sous forme de réserves en gras et en protéines. L'effet négatif des précipitations hivernales sur les réserves automnales en gras était seulement détecté à faible densité de population. Une faible valeur de l'indice différentiel normalisé de la végétation (NDVI, pour l'acronyme de *Normalized Difference Vegetation Index* en anglais) au printemps contribuait à de plus grandes réserves en protéines à l'automne. Inversement, une valeur élevée de NDVI au printemps réduisait la masse corporelle, et cette influence était plus marquée à densité de population élevée. Notre étude de 12 ans a permis de détecter les effets synergiques entre la densité de population et les facteurs environnementaux sur les indicateurs physiologiques de la condition des femelles adultes du cerf de Virginie, tels que la masse corporelle et les réserves en gras et en protéines. Notre étude apporte de nouvelles connaissances pour mieux anticiper la façon dont les populations d'ongulés nordiques, limitées en ressources, peuvent répondre aux changements environnementaux futurs.

ABSTRACT

The ability to predict energy allocation for different body condition parameters, according to environmental constraints, is a key component in understanding the processes underlying population dynamics. We investigated the influence of population density and environmental factors on individual body condition parameters for female white-tailed deer based on long-term monitoring (2002–2013) of autumn harvest on Anticosti Island, Québec, Canada. We used dressed body mass, peroneus muscle mass, and rump fat thickness to evaluate the nutritional status of 3 123 adult females. We found that the energetic demands of lactation negatively affected all body condition parameters in autumn. High population density reduced autumn gains in body fat and body protein contents. The negative effect of winter precipitations on fat reserves in autumn only occurred at low population density. Low Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) in spring favoured higher protein reserves in autumn. Conversely, high NDVI in spring reduced dressed body mass, and this influence was more pronounced under high population density. Our 12-year study allowed us to detect synergistic effects of population density and environmental factors on physiological indicators of the body condition of adult female white-tailed deer, including body mass, fat and protein reserves. Our study provides additional insights on how northern ungulates that are driven by food limitation may respond to future environmental changes.

KEY WORDS *Odocoileus virginianus*, resource allocation, body condition indices, environmental variation, population density.

INTRODUCTION

The body condition of an animal represents the balance between its energetic intake and nutritional requirements and expenditures (Parker *et al.* 1996, 2009), which generally vary with environmental conditions. In seasonal environments, ungulates experience energetic constraints because of the large seasonal contrasts in climate and food availability. For example, the rate of food intake for caribou and reindeer (*Rangifer tarandus*) increases during summer when resources are most abundant (Chan-McLeod *et al.* 1994), allowing them to maximize body reserves (Cook *et al.* 2004a). These reserves are then depleted during prolonged winters, when resources become scarce (Mautz 1978). Individuals also differ in physiological demands according to their reproductive status (Myserud *et al.* 2004). Unlike males, whose body condition highly decreases during the rut (Barboza *et al.* 2004), the body condition of females in temperate regions peaks in early winter when nutritional demands are low (Parker *et al.* 2009). It then declines to its lowest point during spring-early summer, due to the low quality and availability of forage and the nutritional requirements of gestation, and the particularly pronounced demands associated with lactation (Moen 1978, Maugé *et al.* 1997). Replenishment of endogenous reserves in summer and autumn is therefore critical to restore body condition, and ultimately ensure over-winter survival and subsequent reproduction. In addition to these intrinsic factors, body condition of ungulates may also be influenced by extrinsic factors such as population density and climate.

Population density may influence body condition through its impact on the availability of high forage quality (Bonenfant *et al.* 2009). During spring and summer, ungulates select plant species that maximize energy acquisition (Pettorelli *et al.* 2003), but intraspecific competition for forage may restrict individuals to poor vegetation patches (Freeland & Choquenot 1990). This density-induced nutritional limitation is known to affect less competitive individuals, leading to a deterioration of body condition over time (Bonenfant *et al.* 2009). Density-dependent processes may have an immediate impact on body condition (Gaillard *et al.* 2000) or may be delayed in time (Messier *et al.* 1988). Solberg *et al.* (2004), for example, reported that poor condition during the year of birth had long-lasting negative effects on the body mass of adult moose (*Alces alces*), resulting in the expression of cohort effects.

Climate may influence directly body condition because variations in individual energy requirements may be induced by intra- and inter-annual fluctuations in climatic conditions and weather (Gaillard *et al.* 2000). At northern latitudes, ungulates are often exposed to extreme winter conditions. Snow depth may influence energy expenditure during locomotion (Parker *et al.* 1984, 1999) and limit food acquisition (White *et al.* 2009). Winter is often critical because low temperatures, rain events and strong winds may increase metabolic costs

associated with thermoregulation (Parker & Robbins 1985). Moreover, rain-on-snow events may reduce access to vegetation (Stien *et al.* 2010). Climate also acts indirectly on body condition through its influence on vegetation. The variability of climate patterns alters the onset of vegetation growth (Pettorelli *et al.* 2007b) and the chemical composition of plants (Lenart *et al.* 2002), which are crucial determinants of ungulate diet quality. In northern ungulates, the timing of snowmelt determines the timing of vegetation emergence (Kudo 1991). Early onset of vegetation after the snowmelt may have a positive influence on ungulate body condition because it is usually associated with slow plant development and extended periods of high quality forage (Pettorelli *et al.* 2005b, 2007b), leading to high nutrient intake and high digestibility for deer (Parker *et al.* 1999).

Population density and environmental stochasticity are known to have synergistic effects on life-history traits in ungulates (Sæther 1997, Coulson *et al.* 2000, Mason *et al.* 2014), although their combined influence on physiological indicators, such as body fat and body protein contents, are less documented. The assessment of body condition through morphological measurements is a key tool to evaluate the nutritional status of individuals (Parker *et al.* 2009). It is an informative way to investigate energy allocation in response to environmental variability and has been used in several ungulate species [e.g., roe deer *Capreolus capreolus* (Hewison *et al.* 1996), caribou (Chan-McLeod *et al.* 1999, Barboza *et al.* 2004), moose (Herfindal *et al.* 2006a), impala *Aepyceros melampus* (Marshall *et al.* 2012)]. Body fat and body protein contents are good predictors of body condition because they fulfill two distinct physiological functions (Parker *et al.* 2009): body fat is the main energy reserve in mammals and is efficiently catabolized when required under environmental or physiological stress (Barboza *et al.* 2009), whereas body proteins are available primarily to satisfy biomechanical functions, tissue repair, and milk production (Barboza *et al.* 2009). Reserves in the form of proteins are less efficiently converted into energy but can be catabolized when all fat reserves have been used (Mautz 1978). Finally, body mass is another morphological measurement which is an integrative index of body condition (Taillon *et al.* 2011) widely used to assess variability in body condition (Parker *et al.* 2009).

Here we investigated the factors that influence body mass, body fat, and body protein contents of female white-tailed deer during autumn on Anticosti Island (Québec, Canada). A prior study by Simard *et al.* (2014) based on a 5-year monitoring program was unable to detect temporal variations in body condition parameters. Our long-term monitoring (2002–2013) thus provided an opportunity to better understand the variability in body condition parameters from an individual perspective, while accounting for spatiotemporal variability. In addition, data from different geographical areas of the island allowed us to consider a broad range of population densities and environmental conditions. Access to harvested carcasses in autumn allowed us to measure body condition in a critical period of individual energy storage (Parker *et al.* 2009). Finally, Anticosti Island provided

an interesting case study because of the absence of predators, the harsh and variable environmental conditions, and the severe chronic browsing by overabundant white-tailed deer that has occurred over the last decades (Tremblay *et al.* 2005).

We hypothesized that body condition of females in autumn would be determined by intrinsic characteristics. We predicted that lactation would induce reproductive costs (Mauget *et al.* 1997) that would be reflected by a decrease in body mass, body fat, and body protein content. We also hypothesized that variation in extrinsic factors would affect body condition parameters directly through energy expenditure, as well as indirectly through the alteration of resource availability and quality. We predicted that high population density (i.e., higher competition for resources) during the year of harvest, the previous year, and the year of birth as well as harsher climate (e.g., high snow accumulation) during the previous winter would negatively affect body mass, body fat, and body protein contents in autumn. Finally, we predicted that high forage quality during the previous spring, as estimated by the normalized difference vegetation index (NDVI; Pettorelli *et al.* 2005a), would increase all body condition parameters in autumn. We expected that the combined effects of population density and environmental conditions would have stronger consequences than their respective single effects on body condition; we thus considered interactions in our models (see Table 1.1 for a summary of our predictions).

Table 1.1. Direction of the predicted responses of body condition parameters to individual characteristics and environmental conditions for adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Parameters of body condition include dressed body mass, peroneus muscle mass, and rump fat thickness. Peroneus muscle mass was used as an index of body protein reserves, whereas rump fat thickness was used as a proxy of body fat reserves.

Parameters of body condition	Individuals			Environmental conditions				
	Age	Date	Lactation status (yes)	Density at harvest	Density the previous year	Density the year of birth	Climate	Forage quality
Dressed body mass	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
Peroneus muscle mass	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
Rump fat thickness	∅	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗

∅, no effect; ↗, increase; ↘, decrease; ↗↗, strong decrease.

METHODS

Study area and population

White-tailed deer were introduced on Anticosti Island (49.5°N, 63°W; 7 943 km²; Québec, Canada) in 1896. The population rapidly increased from ca. 220 to >150 000 deer, which represents a current density of >20 deer/km² with certain areas exceeding 50 deer/km² (Tremblay *et al.* 2006). Located in the Gulf of St. Lawrence, the island is at the northern limit of the range of white-tailed deer in North America. Climatic conditions are maritime sub-boreal, characterized by cool summers and long winters. Total annual precipitations were 917 ± 130 mm (mean ± SD), with about the third falling as snow (Environment Canada 2006). The intensive browsing of white-tailed deer on Anticosti Island had altered the composition of the native plant community, strongly reducing the abundance of white birch (*Betula papyrifera*), trembling aspen (*Populus tremuloides*), and balsam fir (*Abies balsamea*), which is being gradually replaced by less palatable species like white spruce (*Picea glauca*; Barrette *et al.* 2014).

Body condition

White-tailed deer were harvested by hunters each year from September to early December. Between 169 and 353 females were measured every year from 2002 to 2013 in the five study zones (West end, West, Central, North-East, and South-East; Figure 1.1), for a total of 3 123 measured individuals. We estimated age using examination of cementum annuli on incisors (Hamlin *et al.* 2000). We estimated body condition of deer within 48 h after harvest, by measuring dressed body mass (i.e., total body mass after removing viscera and blood), peroneus muscle mass, and rump fat thickness. We measured dressed body mass of adult females (i.e., ≥2.5 years old) using a spring scale (± 0.25 kg).

We indexed protein reserves by extracting peroneus muscles (i.e., *peroneus tertius* with extensor *digitorum longus* and extensor digit III) from the right hind leg and weighing (± 0.5 g) using a Pesola scale (Pesola AG, Baar, Switzerland). It provides a useful measurement of body protein reserves in autumn (Huot 1988, Chan-McLeod *et al.* 1995) and has been validated as a predictor of total protein mass in cervids using caribou (Crête *et al.* 1993, Taillon *et al.* 2011).

We estimated fat reserves by measuring rump fat thickness (± 0.2 cm) through the insertion of a ruler into the fat layer at 5 and 10 cm from the base of the tail at an angle of 45° from the backbone (Leader-Williams & Ricketts 1982). We then averaged both measurements. This index was a good proxy of fat reserves in Rocky Mountain elk (*Cervus elaphus nelsonii*; Cook *et al.* 2001) and has been validated with white-tailed deer

(Simard *et al.* 2014).

The lactation status of females was assessed by looking for the presence of milk in the udder. When milk could be extracted from the udder, the female was classified as lactating and otherwise not (Noble & Hurley 1999).

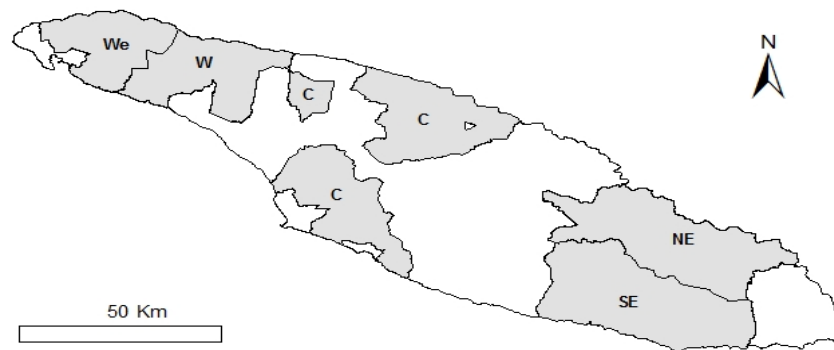


Figure 1.1. Location of the 5 study zones from which deer were harvested from 2002 to 2013 on Anticosti Island (Québec, Canada): West end (We), West (W), Central (C), North-East (NE), and South-East (SE).

Population density

Given the infrequent aerial surveys on the island, we used an index of density based on the number of deer seen per hunter per day, which has been validated with aerial survey data (Pettorelli *et al.* 2007a, Simard *et al.* 2012). In our study, hunter observations were used to determine the spatiotemporal variation in population density for the five study zones (Appendix 1). Population density estimates varied from a minimum of 3.4 ± 0.2 deer (mean $\pm$ SE) in 2003 in the North-East zone to a maximum of 35.0 ± 1.2 deer seen per hunter per day in 2002 in the South-East zone. With the collaboration of hunters and hunting guides, each harvested deer was located using landmarks (e.g., roads, trails, etc.) on a map distinct for each study zone.

Climatic conditions

We collected monthly values of total precipitation and temperature (i.e., minimum and maximum) over the period 1984–2013 to consider the environmental conditions of the years in which studied deer were born. We used interpolated data (McKenney *et al.* 2006) from the Meteorological Service of Canada because temperature and precipitation data were not available for the whole island. The interpolated grid data were produced using thin plate smoothing splines as implemented in the ANUSPLIN software package (Hutchinson

2004). The variables included in ANUSPLIN model specifications were the latitude, longitude, and elevation of each harvested deer. We estimated the average values of winter temperatures and the cumulative values of winter precipitations in January, February, and March.

We estimated the influence of snow on deer body condition using snow depth and sinking depth measured at two stations on the western end of the island. These two measures were gathered at 15-day intervals from October to May beginning in 1984. Snow depth (cm) was recorded using 10 graduated 3-m rulers spaced equidistantly every 5 m on a permanent transect. Sinking depth (cm) of deer was measured using a penetrometer imitating the foot pressure of deer during locomotion (Verme 1968). Cumulative snow sinking depth, corresponding to the sum of the products of weekly or biweekly sinking depths and the number of days between consecutive readings (NIVA value; transformed from $\text{cm} \cdot \text{day}$ to $\text{m} \cdot \text{day}$ in models), was used as an index of winter severity (Potvin & Breton 1992).

Vegetation

Vegetation phenology dynamics is well captured by variations in the NDVI (Justice *et al.* 1985). We used NDVI from satellite imagery as a proxy of vegetation productivity to assess the impact of plant phenology on deer body condition (Pettorelli *et al.* 2005a). We used images from the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) provided by the Canadian long-term satellite data record (Canada Center for Remote Sensing 2016). Images had a resolution of 1 km in composites of 10 days and minimized artifacts caused by cloud cover. The pixels associated with water were removed. NDVI values ranging from 0 to 1 were produced, where green vegetation results in high values. Using ArcGIS 10.3.3 (ESRI, Redland, USA), we georeferenced the locations of harvest sites and created a circular buffer zone of 5 km radius around each site to characterize the home range of harvested deer and obtain a representative value of the NDVI. In each buffer zone, we extracted the average NDVI values from May to June for the period 1985–2013, because this temporal window corresponds to the period when vegetation starts growing and reaches a plateau. We calculated the average NDVI in May and the slope between average NDVI in early May and late June for each individual buffer zone, which we used as indices of vegetation productivity and rate of change in productivity, respectively (Pettorelli *et al.* 2007b). Rapid changes in NDVI during the green-up period usually have a negative influence on ungulates because they shorten the period of accessibility of high-quality forage (Pettorelli *et al.* 2007b).

Statistical analyses

We used linear mixed-effects models (lme4 package, Bates *et al.* 2015; R 3.2.3. v.10.X, R Development Core Team 2015) to investigate the variance observed in body condition parameters (i.e., dressed body mass,

peroneus muscle mass, and rump fat thickness) according to 11 explanatory variables (i.e., age, date of harvest, lactation status, density during the year of harvest, density during the previous year, density during the year of birth, winter temperature, winter precipitation, cumulative snow sinking depth, NDVI in spring, and rate of spring green-up; see Appendix 2 for a list of descriptive statistics of quantitative variables). We plotted residuals against the explanatory variables to detect non-linear relationships. The interaction between year and study zone was expressed as a random effect in all models. We identified this list of explanatory variables based on our biological knowledge of ungulates in general, and of white-tailed deer on Anticosti Island in particular (Simard *et al.* 2014). We assessed multicollinearity between explanatory variables using the variance inflation factor (VIF). Considering that multicollinearity may affect parameter estimates when $VIF \geq 3$ (Zuur *et al.* 2010), variables were weakly correlated ($VIF < 2.2$), except for spring NDVI and the rate of spring green-up ($r = |0.8|$). These variables were thus never included together in the same model. We standardized the rate of spring green-up by using a z-transformation (Schiegg 2010).

We used Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham & Anderson 2002) to select the most parsimonious model [lowest delta AIC (ΔAIC)]. For each response variable (i.e., dressed body mass, peroneus muscle mass, and rump fat thickness), we built a set of 23 candidate models using the tiered procedure of Hosmer & Lemeshow (2000; see Appendix 3 for the full list of candidate models; Simard *et al.* 2014). For all models, we grouped winter temperature and precipitation variables together. Our first step was to compare the AIC values of a null model (i.e., Model 0; model that included only the intercept) and of a reference model (i.e., Model 1; model that included age, date and lactation status) to reject the null hypothesis in all analyses. In a second step, we added explanatory variables related to density (i.e., $Density^t$, $Density^{t-1}$ or $Density^{birth}$; see Appendix 2) to the reference model to build Models 2–8. If any model within the density candidate models had a ΔAIC value < 2 compared to the reference model, the most parsimonious density model was selected for the final hierarchical selection step. Models 9–19 tested the improvement of model fit by adding environmental variables (i.e., $Winter_T^\circ$, $Winter_prec$, $Snow_depth$, $NDVI$ and $Green-up$; see Appendix 2) to the reference model. If an environmental model had a $\Delta AIC < 2$ compared to the reference model, we kept the most parsimonious environmental model for the final hierarchical selection step. Based on the results of models 2–19, all the variables retained (i.e., density + environmental variables) in the second and third steps of the hierarchical selection were added to the original reference model (i.e., Model 1) to build Model 20. This model corresponded to the best single-effects model and was used as the new reference model. For the final step, we assessed whether the interaction terms (i.e., two or three-way interactions) explained additional variance in response variables compared to the new reference model. For each response variable, the most parsimonious model was selected among models 20–23 (Table 1.2).

RESULTS

The hierarchical model selection procedure led to the selection of different models for each response variable (Table 1.2). Winter minimum temperature, cumulative snow sinking depth, and deer density during the previous year were retained in the final models, but the 95% confidence intervals (CI) estimated for these effects all included 0 (Table 1.3).

Table 1.2. Most parsimonious models explaining the variation of body condition parameters (dressed body mass, $n = 2718$; peroneus muscle mass, $n = 2721$; rump fat thickness, $n = 2715$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k) and Akaike's Information Criterion (AIC) values are presented. See details of hierarchical selection of all models tested in Appendix 3.

Response variable and model	k	AIC
Dressed body mass		
Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + NDVI + Density ^t $\times$ NDVI	11	15,976.03
Peroneus muscle mass		
Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + Snow_depth + NDVI + Density ^{birth} $\times$ NDVI + Density ^{birth} $\times$ Snow_depth	13	21,293.32
Rump fat thickness		
Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{t-1} + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up + Density ^t $\times$ Winter_T° + Density ^t $\times$ Winter_prec + Density ^t $\times$ Green-up + Density ^t $\times$ Snow_depth	17	6,491.71

Lact = lactation status, Density^t = density during the year of harvest, Density^{t-1} = density during the previous year, Density^{birth} = density during the year of birth, Winter_T° = winter temperature, Winter_prec = winter precipitation, Snow_depth = cumulative snow sinking depth, and Green-up = rate of spring green-up.

Dressed body mass

The dressed body mass of female white-tailed deer harvested in autumn averaged 47.9 ± 0.1 kg (mean $\pm$ SE; range: 23.0–60.0 kg). Age, date of harvest, lactation status, deer density during the year of birth, and the interaction between deer density during the year of harvest and spring NDVI influenced the dressed body mass of female white-tailed deer (Table 1.3). Dressed body mass was on average 1.8 ± 0.2 kg lower for lactating females than non-lactating females. For both lactating and non-lactating females, dressed body mass increased with age (Table 1.3), but raw data showed a decline after 11.5 years of age, indicating a potential effect of senescence (Figure 1.2). Dressed body mass increased throughout the hunting season and was positively related to deer density during the year of birth (Table 1.3). The NDVI in spring negatively affected dressed body mass, and this influence was stronger at high density than at low density (Table 1.3 and Figure 1.3).

Peroneus muscle mass

Peroneus muscle mass of harvested deer averaged 89.2 ± 0.3 g (range: 10.2–180.0 g). Age, lactation status, and deer density during the year of harvest influenced peroneus muscle mass (Table 1.3). Peroneus muscle mass was on average 1.2 ± 0.6 g lower for lactating females than non-lactating females. Peroneus muscle mass increased with age, but did not increase throughout the hunting season (Table 1.3). Deer density during the year of harvest had a negative effect on muscle mass (Table 1.3). At low density, the peroneus muscle mass of harvested deer was 2.0 ± 0.7 g higher than at high density.

Rump fat thickness

Rump fat thickness in autumn averaged 1.50 ± 0.02 cm (range: 0.00–5.15 cm). Date of harvest, lactation status, and the interaction between density during the year of harvest and winter precipitation influenced rump fat thickness in autumn (Table 1.3). Rump fat accumulated during autumn (from September 1st to December 5th) for all females (Table 1.3), but did not change significantly with age (Table 1.3). Rump fat thickness was lower for lactating females than non-lactating females (Table 1.3). The rate of the spring green-up had a positive influence on rump fat thickness (Table 1.3). At low density, increased winter precipitations reduced rump fat thickness, whereas no effect was observed at high density (Table 1.3 and Figure 1.4).

Table 1.3. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with t and 95% CI) from the best-supported linear mixed-effects model describing dressed body mass ($n = 2718$), peroneus muscle mass ($n = 2721$) and rump fat thickness ($n = 2715$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.

Explanatory variable	Dressed body mass (kg)				Peroneus muscle mass (g)				Rump fat thickness (cm)			
	Estim.	SE	t	95% CI	Estim.	SE	t	95% CI	Estim.	SE	t	95% CI
Intercept	39.0	1.5	25.4	[35.94; 42.11]	96.8	5.5	17.7	[85.94; 107.55]	2.7	0.6	4.8	[1.59; 3.89]
Age	0.3	0.03	10.0	[0.24; 0.36]	0.6	0.1	8.0	[0.48; 0.80]	-0.002	0.005	-0.3	[-0.01; 8.67]
Date at harvest	0.056	0.004	13.8	[0.05; 0.06]	-0.01	0.01	-0.7	[-0.03; 0.01]	0.016	0.001	22.9	[0.01; 1.77]
Lactation status	-1.9	0.19	-9.6	[-2.25; -1.49]	-2.0	0.5	-3.8	[-2.96; -0.94]	-0.52	0.03	-15.3	[-0.59; -4.56]
Density the year of harvest	0.03	0.11	0.3	[-0.19; 0.26]	-0.3	0.1	-3.5	[-0.52; -0.13]	-0.15	0.03	-4.8	[-0.21; -8.36]
Density during the previous year									0.001	0.006	0.1	[-0.01; 1.33]
Density during the year of birth	0.04	0.02	2.03	[0.001; 0.087]	0.1	0.3	0.4	[-0.51; 0.79]				
Winter minimum temperature									-0.001	0.054	-0.02	[-0.11; 0.11]
Winter precipitation									-0.01	0.002	-4.4	[-0.01; -5.08]
Cumulative snow sinking depth									0.01	0.01	1.3	[-0.006; 0.032]
NDVI in spring	-4.6	4.2	-1.1	[-12.91; 3.73]	-19.8	10.9	-1.8	[-41.21; 1.64]				
Rate of the spring green-up									0.1	0.1	2.0	[1.31; 104.67]
Interactions (*)												
Density ¹ *Winter_T°									-0.003	0.004	-0.6	[-0.01; 5.40]
Density ¹ *Winter_prec									0.001	≤0.001	4.2	[0.0003; 8.6777]
Density ¹ *Snow_depth									-0.001	0.001	-1.3	[-0.0019; 0.0004]
Density ¹ *NDVI	-0.8	0.4	-2.2	[-1.47; -0.06]								
Density ¹ *Green-up									-0.004	0.005	-0.1	[-5.6; 1.9]
Density ^{birth} *Snow_depth					0.005	0.004	1.3	[-0.003; 0.012]				
Density ^{birth} *NDVI					-0.9	0.7	-1.2	[-2.33; 0.61]				

Density¹ = density during the year of harvest, Density^{t-1} = density during the previous year, Density^{birth} = density during the year of birth, Winter_T° = winter temperature, Winter_prec = winter precipitation, Snow_depth = cumulative snow sinking depth, and Green-up = rate of spring green-up.

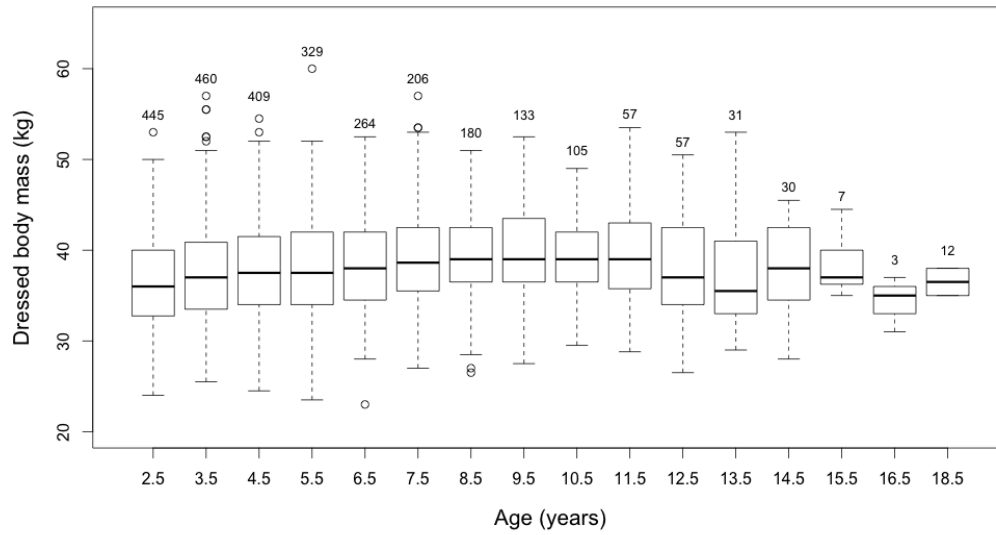


Figure 1.2. Variation of dressed body mass according to age of adult females (both lactating and non-lactating) harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Middle horizontal bars indicate medians. Sample sizes for each age class are indicated above bar.

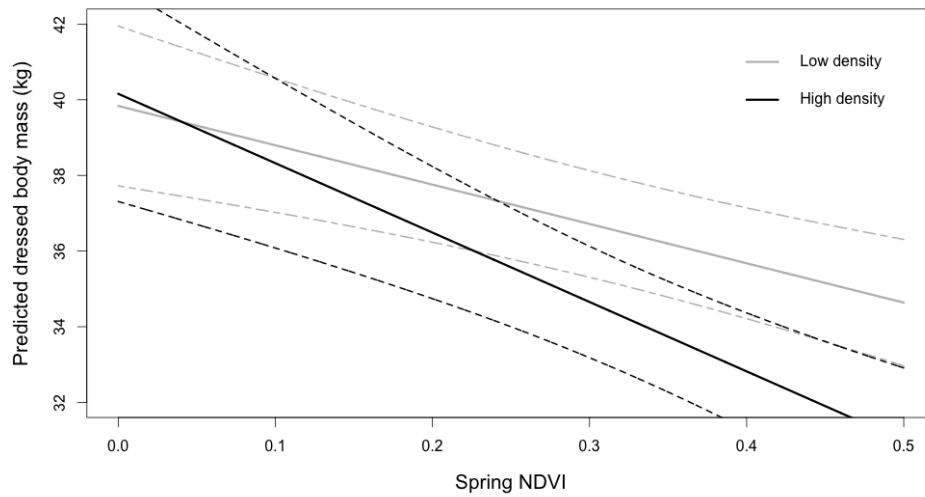


Figure 1.3. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of dressed body mass for adult female white-tailed deer relative to population density and spring NDVI values on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Low density was set at 7.5 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 18.0 deer seen per hunter per day. A zero value of NDVI indicates no vegetation whereas values close to 1 indicate the highest abundance of vegetation.

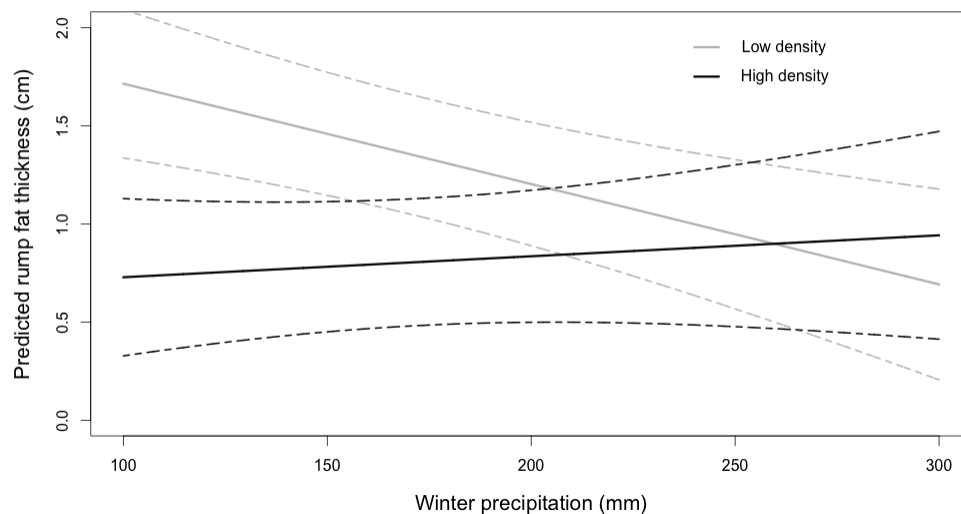


Figure 1.4. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of rump fat thickness for adult female white-tailed deer relative to population density and winter precipitation on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Low density was set at 7.5 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 18.0 deer seen per hunter per day.

DISCUSSION

Using 12 years of data, we investigated the factors that determine body condition parameters of adult female white-tailed deer during the hunting season. We demonstrated that variability in body condition parameters was linked to intrinsic characteristics, population density, and environmental factors. We confirmed most of the single effects of population density and environmental conditions on female body condition found by Simard *et al.* (2014); additionally, our long-term monitoring allowed us to unravel their combined effects. Globally, most indices of body condition were influenced by age, lactation status, and date of harvest. Deer density during the year of harvest, winter precipitation, NDVI in spring, and rate of spring green-up were also retained in most models.

In ungulates, reproductive females face high nutritional demands during lactation (Mauget *et al.* 1997). In accordance with Simard *et al.* (2014), energetic demands of lactation affected all parameters of body condition of females on Anticosti Island. However, after reproductive investment in summer, differences between rump fat thickness of lactating and non-lactating females decreased as the autumn progressed, resulting in similar body fat levels in late autumn (Appendix 4). These results suggest that compensatory mechanisms allow lactating females to limit the energetic costs associated with lactation. For example, obligatory lipogenesis

(Verme & Ozoga 1980) or hyperphagia (Wairimu & Hudson 1993) could help lactating females to rapidly accumulate fat reserves to replenish their body condition before winter (Barboza & Parker 2008). Reproductive females are subject to lipogenesis because it is a process under endocrine control that is triggered by the decline in prolactin which usually occurs during late lactation (Meier 1977). In adult females, lipogenesis deposits parts of ingested energy as subcutaneous fat reserves. Likewise, hyperphagia can compensate for expenditures or low forage supplies by increasing both feeding time and feeding rates (Wairimu & Hudson 1993, Hamel & Côté 2009). It should allow deer to build up fat reserves to withstand the severity of winter. Despite heightened reserve depletion, summer recovery seems to be rapid in white-tailed deer on Anticosti Island, as has also been observed in Svalbard reindeer (Reimers *et al.* 1982).

Density-dependent processes such as competition among the individuals in a population may lead to a deterioration of animal body condition (Bonenfant *et al.* 2009). As expected, our results unveiled that density during the year of harvest had a negative influence on protein and fat reserves (see also Simard *et al.* 2014). This result may be due to intra-specific competition for forage, which increases at high density and reduces the intake rate *per capita* (Skogland 1983). High densities of deer on Anticosti Island have reduced forage abundance in autumn and winter by chronic overgrazing (Tremblay *et al.* 2005, Simard *et al.* 2008), which has led to a degradation of their habitat (Barrette *et al.* 2014). For females living at high population density and accumulating low fat reserves in summer and autumn, over-winter survival and reproduction could be compromised (Cook *et al.* 2004b). We also expected that high postnatal densities would have long-lasting negative effects on adult body condition (Solberg *et al.* 2004). Surprisingly, females born in high-density years had a larger dressed body mass comparatively to females born in low-density years. We suggest that high densities were the result of previous favorable habitat conditions. Consequently, females born in these high densities benefited from appropriate habitat condition early, and therefore were able to reach higher body mass later than individuals born at low density. It could also mean that individuals born in the largest cohorts likely underwent strong natural selection for best condition, such as higher body mass, and individuals of higher biomass had higher survival.

In addition, our results demonstrated that density-dependent patterns varied between years likely due to annual variation in winter conditions. Harsher conditions in winter may induce higher costs of thermoregulation (Parker & Robbins 1985) and locomotion in snow (Parker *et al.* 1984), resulting in a loss of nutritional status. Our study highlighted that the effect of winter conditions on fat reserves could be mediated by population density. At low density, we detected a negative influence associated with heavy winter precipitation on body condition of individuals. Deer appeared unable either to reduce the rate of decline in fat reserves metabolised during severe winters (i.e., energy costs exceeded energy intake) or to compensate for this nutritional stress

with reserves accumulated from summer forage (Mautz 1978), a critical period for deposition of body reserves (Parker *et al.* 2009). In this case, previous winter forage and winter precipitation seemed to be the main bottom-up factors that influenced major energy reserves in autumn. This trend has also been observed for Coats Island caribou (*R. t. groenlandicus*), for which winter resources limited the population because of the hard-packed snow cover that restricted animals from accessing poor quality vegetation (Adamczewski & Hudson 1993). Adamczewski & Hudson (1993) reported that body fat in animals decreased by ca. 13 kg between November and June. However, at high population density, individuals in our study were probably in such bad condition that winter precipitations did not seem to affect fat reserves any further. Body fat was $23.5 \pm 0.1\%$ (mean $\pm$ SE) lower at high density comparatively to low density. At the peak population size for the Rivière-George caribou herd, animals accumulated only limited fat reserves in summer likely because of inadequate nutrition during this period (Huot 1989). Thus, it is possible that fat accumulation in our study was insufficient to encounter the severity of the winter at high density even though deer body condition was enhanced in late autumn.

At high latitudes, changes in environmental conditions also induce seasonality in plant growth. This variation in the timing of vegetation emergence influences ungulate forage quality (Johnstone *et al.* 2002). We expected that high spring NDVI and low rates of spring green-up would favour body condition, because early and gradual start of plant growth should provide high nutritional value for a prolonged period (Pettorelli *et al.* 2005b, 2007b). In our study, a higher plant quality in spring led to a lower body condition in autumn, a result that was also observed by Simard *et al.* (2014). Early onset of green-up was associated with a depletion of protein reserves in autumn, while a rapid spring green-up was associated with an accumulation of fat reserves in autumn. We also found synergetic effects of population density and environmental factors along these lines. High spring NDVI values reduced dressed body mass, but this influence was strongest in areas where population density was high. In our study, however, spring NDVI was inversely proportional to the rate of spring green-up (Appendix 5). Thus, rapid plant development was associated with a late spring onset because vegetation grows faster when spring is delayed (Hamel *et al.* 2009). We suggest that vegetation patterns on Anticosti Island are more related to the ones observed at higher latitudes, where plant development during spring is rapid and the growing season is short. In this way, our results are consistent with those of Herfindal *et al.* (2006b), who found that moose had a greater body mass in areas associated with late spring onset and a rapid rate of green-up. On Anticosti Island, a rapid green-up can benefit individuals even if the vegetation is of lower quality overall (Van der Wal *et al.* 2000), because of the low forage abundance after the long winter. This suggests that during spring and summer, variation in forage productivity is more important than forage quality for white-tailed deer body mass in autumn. Coulombe *et al.* (2008) reported a positive effect of forage abundance on autumn body mass likely due to a shift in activity budgets when forage abundance increased.

Deer on Anticosti Island reduced the proportion of daily time spent active when forage abundance increased since they could fill their rumen faster (Coulombe *et al.* 2008). However, it is possible that the impact of environmental conditions on body mass is larger under high population density because individuals are less likely to be buffered against environmental fluctuations when resources are scarce (Herfindal *et al.* 2006a). Finally, our results indicate no direct effect of density on dressed body mass. This is consistent with the food hypothesis (Sinclair *et al.* 1985), which outlines density-dependent effects on life-history traits through variation in resource availability as opposed to density per se (Fryxell *et al.* 1991).

In conclusion, our 12-year study, based on the use of abundant hunting data from several areas, allowed detecting spatiotemporal variation in deer body condition according to environmental constraints. Our simultaneous measures of dressed body mass, peroneus muscle mass, and rump fat thickness provided complementary information on body condition of female white-tailed deer, because they represented responses of different physiological functions. The annual monitoring of nutritional indices in ungulates could serve as an indicator of ecological changes, and may thus provide a quantitative basis helping setting harvest objectives or supporting adaptive management (Morellet *et al.* 2007).

ACKNOWLEDGMENTS

This study was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Research Chair in integrated management of the resources of Anticosti Island. We particularly thank Produits forestiers Anticosti for their financial support. We are grateful to A. Simard for data from 2002 to 2005, and guidance throughout the project. We thank M. Bonin, M. Leblond, and A. Drolet for comments on earlier versions of the manuscript. A special thank you to S. de Bellefeuille and the staff of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec who provided their help throughout the study. We are also grateful to the outfitters (SEPAQ Anticosti, Safari Anticosti and Pourvoirie du Lac Geneviève), hunting guides, hunters, local residents, and numerous assistants for their help in the field.

REFERENCES

- Adamczewski, J. Z. & R. J. Hudson. 1993. Winter energy balance and activity of female caribou on Coats Island, Northwest Territories: the relative importance of foraging and body reserves. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1221-1229.
- Barboza, P. S., D. W. Hartbauer, W. E. Hauer & J. E. Blake. 2004. Polygynous mating impairs body condition and homeostasis in male reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*). *Journal of Comparative Physiology B*, 174: 309-317.

- Barboza, P. S. & K. L. Parker. 2008. Division of comparative physiology and biochemistry, society for integrative and comparative biology. *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, 81: 835-855.
- Barboza, P. S., K. L. Parker & I. D. Hume. 2009. Integrative wildlife nutrition. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Barrette, M., L. Bélanger, L. De Grandpré & J.-C. Ruel. 2014. Cumulative effects of chronic deer browsing and clear-cutting on regeneration processes in second-growth white spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 329: 69-78.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker & S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. Du Toit & P. Duncan. 2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, 41: 313-357.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New-York, USA.
- Canada Center for Remote Sensing, Natural Resources Canada. 2016. <<http://www.nrcan.gc.ca/earth-sciences/geomatics/satellite-imagery-air-photos/long-term-satellite-data-records/10935%3E>>. Accessed 22 Jan. 2016.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. F. Holleman. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 938-947.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. E. Russel. 1995. Body mass and composition indices for female barren-ground caribou. *The Journal of Wildlife Management*, 59: 278-291.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. E. Russel. 1999. Comparative body composition strategies of breeding and nonbreeding female caribou. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 1901-1907.
- Cook, R. C., J. G. Cook & L. D. Mech. 2004a. Nutritional condition of northern yellowstone elk. *Journal of Mammalogy*, 85: 714-722.
- Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, R. A. Riggs, T. Delcurto, L. D. Bryant & L. L. Irwin. 2004b. Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs*, 155: 1-61.
- Cook, R. C., J. G. Cook, D. L. Murray, P. Zager, B. K. Johnson & M. W. Gratson. 2001. Nutritional condition models for elk: which are the most sensitive, accurate, and precise? *The Journal of Wildlife Management*, 65: 988-997.
- Coulombe, M.-L., S. D. Côté & J. Huot. 2008. Experimental influence of population density and vegetation biomass on the movements and activity budget of a large herbivore. *Behaviour*, 145: 1167-1194.

- Coulson, T., E. J. Milner-Gulland & T. H. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 1771-1779.
- Crête, M., J. Huot, R. Nault & R. Patenaude. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. *Arctic*, 46: 189-196.
- Environment Canada. 2006. Climate normals and averages, daily data reports of Port-Menier's station from 1995 to 2005. Atmospheric Environment Service, Ontario, Canada.
- Freeland, W. J. & D. Choquenot. 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in northern Australia. *Ecology*, 71: 589-597.
- Fryxell, J. M., D. J. T. Hussel, A. B. Lambert & P. C. Smith. 1991. Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 55: 377-385.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison & C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- Hamel, S., M. Garel, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard & S. D. Côté. 2009. Spring Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) predicts annual variation in timing of peak faecal crude protein in mountain ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46 582-589.
- Hamel, S. & S. D. Côté. 2009. Foraging decisions in a capital breeder: trade-offs between mass gain and lactation. *Oecologia*, 161: 421-432.
- Hamlin, K. L., D. F. Pac, C. A. Sime, R. M. DeSimone & G. L. Dusek. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 441-449.
- Herfindal, I., B.-E. Sæther, E. J. Solberg, R. Andersen & K. A. Høgda. 2006a. Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1110-1118.
- Herfindal, I., E. J. Solberg, B.-E. Sæther, K. A. Høgda & R. Andersen. 2006b. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. *Oecologia*, 150: 213-224.
- Hewison, A. J. M., J. M. Angibault, J. Boutin, E. Bideau, J. P. Vincent & A. Sempéré. 1996. Annual variation in body composition of roe deer (*Capreolus capreolus*) in moderate environmental conditions. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 245-253.
- Hosmer, D. W. & S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. Second edition. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Huot, J. 1988. Évaluation de la condition physique des ongulés sauvages dans les régions nordiques. Nordicana, 50. Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, Québec.
- Huot, J. 1989. Body composition of the George River caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in fall and late winter. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 103-107.

- Hutchinson, M. F. 2004. ANUSPLIN Version 4.3. Centre for Resource and Environmental Studies. The Australian National University, Canberra, Australia.
- Johnstone, J., D. E. Russell & B. Griffith. 2002. Variations in plant forage quality in the range of the Porcupine caribou herd. *Rangifer*, 22: 83-91.
- Justice, C. O., J. R. G. Townshend, B. N. Holben & C. J. Tucker. 1985. Analysis of the phenology of global vegetation using meteorological satellite data. *International Journal of Remote Sensing*, 6: 1271-1318.
- Kudo, G. 1991. Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and Alpine Research*, 23: 436-443.
- Leader-Williams, N. & C. Ricketts. 1982. Seasonal and sexual patterns of growth and condition of reindeer introduced into South Georgia. *Oikos*, 38: 27-39.
- Lenart, E. A., R. T. Bowyer, J. Ver Hoef & R. W. Ruess. 2002. Climate change and caribou: effects of summer weather on forage. *Canadian Journal of Zoology*, 80: 664-678.
- Marshall, J. P., S. Grange & D. Marneweck. 2012. Seasonal variation in body condition of impala at Manyeleti Game Reserve, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research*, 42: 128-137.
- Mason, T. H. E., M. Apollonio, R. Chirichella, S. G. Willis & P. A. Stephens. 2014. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology*, 11: 69.
- Mauget, C., R. Mauget & A. Sempéré. 1997. Metabolic rate in female European roe deer (*Capreolus capreolus*): incidence of reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 731-739.
- Mautz, W. W. 1978. Sledding on a bushy hillside: the fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin*, 6: 88-90.
- McKenney, D. W., J. H. Pedlar, P. Papadopol & M. F. Hutchinson. 2006. The development of 1901–2000 historical monthly climate models for Canada and the United States. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138: 69-81.
- Meier, A. H. 1977. Prolactin, the liporegulatory hormone. In: *Comparative endocrinology of prolactin*. (Ed. by H.-D. Dellmann, J. A. Johnson & D. M. Klachko). Pp 153-171. Plenum Press, New York, USA.
- Messier, F., J. Huot, D. Le Henaff & S. Luttich. 1988. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. *Arctic*, 41: 279-287.
- Moen, A. N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 42: 715-738.
- Morellet, N., J. M. Gaillard, A. J. M. Hewison, P. Ballon, Y. Boscardin, P. Duncan, F. Klein & D. Maillard. 2007. Indicators of ecological change: new tools for managing populations of large herbivores. *Journal of Applied Ecology*, 44: 634-643.
- Mysterud, A., R. Langvatn & N. C. Stenseth. 2004. Patterns of reproductive effort in male ungulates. *Journal of Zoology*, 264: 209-215.
- Noble, M. S. & W. L. Hurley. 1999. Effects of secretion removal on bovine mammary gland function following an extended milk stasis. *Journal of Dairy Science*, 82: 1723-1730.

- Parker, K. L., P. S. Barboza & M. P. Gillingham. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23: 57-69.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildlife Monographs*, 143: 1-48.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1996. Foraging efficiency: energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 442-450.
- Parker, K. L. & C. T. Robbins. 1985. Thermoregulation in ungulates. In: *Bioenergetics of wild herbivores* (Ed. by R. J. Hudson & R. G. White). Pp 161-182. CRC Press, Florida, USA.
- Parker, K. L., C. T. Robbins & T. A. Hanley. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *The Journal of Wildlife Management*, 48: 474-488.
- Pettorelli, N., S. D. Côté, A. Gingras, F. Potvin & J. Huot. 2007a. Aerial surveys vs hunting statistics to monitor deer density: the example of Anticosti Island, Québec, Canada. *Wildlife Biology*, 13: 321-327.
- Pettorelli, N., S. Dray, J.-M. Gaillard, D. Chessel, P. Duncan, A. Illius, N. Guillon, F. Klein & G. Van Laere. 2003. Spatial variation in springtime food resources influences the winter body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, 137: 363-369.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2007b. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88: 381-390.
- Pettorelli, N., J. O. Vik, A. Mysterud, J.-M. Gaillard, C. J. Tucker & N. C. Stenseth. 2005a. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 503-510.
- Pettorelli, N., R. B. Weladji, Ø. Holand, A. Mysterud, H. Breie & N. C. Stenseth. 2005b. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1: 24-26.
- Potvin, F. & L. Breton. 1992. Rigueur de l'hiver pour le cerf au Québec : description de l'indicateur prévisionnel NIVA et présentation d'un logiciel approprié. *Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec. Rep. SP 1936*.
- Reimers, E., T. Ringberg & R. Sørungård. 1982. Body composition of Svalbard reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 1812-1821.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 143-149.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 103-113.
- Simard, M. A., S. D. Côté, A. Gingras & T. Coulson. 2012. Tests of density dependence using indices of relative abundance in a deer population. *Oikos*, 121: 1351-1363.
- Simard, M. A., S. D. Côté, R. B. Weladji & J. Huot. 2008. Feedback effects of chronic browsing on life-history traits of a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 77: 678-686.

- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille & S. D. Côté. 2014. Influences of habitat composition, plant phenology, and population density on autumn indices of body condition in a northern white-tailed deer population. *Wildlife Monographs*, 187: 1-28.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin & M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia*, 65: 266-268.
- Skogland, T. 1983. The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia*, 60: 156-168.
- Solberg, E. J., A. Loison, J.-M. Gaillard & M. Heim. 2004. Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography*, 27: 677-687.
- Stien, A., L. E. Loe, A. Myrsetrud, T. Severinsen, J. Kohler & R. Langvatn. 2010. Icing events trigger range displacement in a high-arctic ungulate. *Ecology*, 91: 915-920.
- Taillon, J., V. Brodeur, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2011. Variation in body condition of migratory caribou at calving and weaning: which measures should we use? *Ecoscience*, 18: 295-303.
- Tremblay, J.-P., J. Huot & F. Potvin. 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*, 150: 78-88.
- Tremblay, J.-P., I. Thibault, C. Dussault, J. Huot & S. D. Côté. 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1087-1096.
- Van der Wal, R., N. Madan, S. van Lieshout, C. Dormann, R. Langvatn & S. D. Albon. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia*, 123: 108-115.
- Verme, L. J. 1968. An index of winter weather severity for northern deer. *The Journal of Wildlife Management*, 32: 566-574.
- Verme, L. J. & J. J. Ozoga. 1980. Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. *The Journal of Wildlife Management*, 44: 315-324.
- Wairimu, S. & R. J. Hudson. 1993. Foraging dynamics of wapiti stags (*Cervus elaphus*) during compensatory growth. *Applied Animal Behaviour Science*, 36: 65-79.
- White, K. S., G. W. Pendleton & E. Hood. 2009. Effects of snow on sitka black-tailed deer browse availability and nutritional carrying capacity in Southeastern Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 73: 481-487.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno & C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

CHAPITRE 2

Reproductive plasticity of female white-tailed deer at high density and under harsh climatic conditions

PASCALE AYOTTE^{1§}, M. ANOUK SIMARD² & STEEVE D. CÔTÉ¹

¹Chaire de recherche industrielle CRSNG en aménagement intégré des ressources de l'île d'Anticosti;
Département de biologie and Centre d'études nordiques; Université Laval; Québec, QC, Canada G1V 0A6.

²Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs; Direction de la biodiversité et des maladies de la Faune;
Québec, QC, Canada G1S 4X4.

[§]Corresponding author; Tel: 418 656-2131 #8152; E-mail: pascale.ayotte.1@ulaval.ca

RÉSUMÉ

Les stratégies biodémographiques des femelles ongulés dépendent des processus dépendants et indépendants de la densité qui affectent la condition corporelle. En utilisant un suivi à long terme des traits biodémographiques des femelles du cerf de Virginie (2002–2014), nous avons évalué l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux sur l'effort reproducteur des femelles. Nous avons également évalué les conséquences post-reproductives sur la condition corporelle en utilisant la masse corporelle et les réserves de gras et de protéines à l'automne suivant la conception. Nos résultats montrent qu'à densité de population élevée, les femelles réduisent leur investissement dans la reproduction, ce qui correspond à une stratégie de reproduction conservatrice. En revanche, les femelles nées à densité de population élevée étaient plus enclines à se reproduire et concevoir de grandes tailles de portée, comparativement aux femelles nées à faible densité de population. Il s'agit possiblement d'une conséquence de la forte pression de sélection connue en début de vie. À faible densité de population, les femelles nées durant un printemps avec un débourrement de la végétation lent tendaient à retarder l'âge à la première conception. La condition corporelle était affectée par la reproduction; la lactation avait un grand impact négatif sur la masse corporelle et les réserves corporelles, alors que la conception avait un impact négatif seulement sur les réserves de gras. Notre étude à long terme démontre que pour les femelles vivant à densité de population élevée et sous des conditions climatiques rigoureuses, la plasticité des stratégies biodémographiques est un déterminant majeur du potentiel reproducteur.

ABSTRACT

Life-history strategies of female ungulates usually depend on density-dependent and –independent processes affecting body condition. Using a long-term data set on life-history traits of female white-tailed deer (2002–2014), we investigated the influence of population density and environmental factors on the reproductive effort of females. We also evaluated post-reproductive consequences on body condition using body mass, body fat, and body protein contents in the autumn following conception. We found that under high densities females had a lower reproductive rate, which corresponds to a conservative reproduction strategy. However, females born at high density were more likely to reproduce and conceive larger litter size than females born at low density, a possible consequence of strong selective pressure in early-life. At low density, females born during a spring with a slow green-up tended to delay age at first conception. Body condition was affected by reproduction; lactation had a large negative impact on body mass and body reserves, and conception had a negative impact on body fat. Our long-term study demonstrates that plasticity in life-history strategies is a major determinant of reproductive potential for females living at high density and under harsh climates.

KEY WORDS Anticosti Island, life-history strategies, conception, body condition, environmental variation, *Odocoileus virginianus*, white-tailed deer.

INTRODUCTION

In temperate regions, female ungulates encounter large contrasts in climate and resource availability over the seasons, affecting energy intake and how they cope with changing physiological demands (Parker *et al.* 2009). In response to these contrasts, northern ungulates generally tend to store body reserves during summer to improve body condition, ensure over-winter survival, and improve future reproductive success (Chan-McLeod *et al.* 1994, Cook *et al.* 2004, Festa-Bianchet & Côté 2008). Other environmental factors, such as high level of intraspecific competition (Stewart *et al.* 2005, Tavecchia *et al.* 2005) or severe climate conditions (Monteith *et al.* 2013), may interfere with the ability of individuals to store body reserves, creating a trade-off between growth, survival, and subsequent reproduction (Bonenfant *et al.* 2009).

In response to these trades-offs, different life-history strategies may be used, leading to variation in reproductive success. In most ungulate species, as population density increases, females favour their body maintenance and survival by reducing reproductive effort (Bonenfant *et al.* 2009). This reduction may be achieved, for example, by reducing litter size (e.g., roe deer; *Capreolus capreolus*, Andersen & Linnell 2000, moose; *Alces alces*, Gingras *et al.* 2014) or delaying age at primiparity (e.g., roe deer, Gaillard *et al.* 1992, red deer; *Cervus elaphus*, Bonenfant *et al.* 2002, elk; *Cervus canadensis*, Stewart *et al.* 2005). Because females should take longer to regain body condition following reproduction at high density (Clutton-Brock & Coulson 2002), the energy allocated to current reproductive effort may reduce the probability of subsequent reproduction (Hamel *et al.* 2011).

Independently of density-dependent processes, environmental conditions may affect reproduction directly by affecting offspring survival or indirectly through their effects on body condition of females. For example, high snow accumulation increases the cost of locomotion for ungulates during winter (Parker *et al.* 1984, 1999) while limiting food acquisition (White *et al.* 2009). Spring weather also induces variability in the onset of vegetation growth, which determines foraging conditions available to replenish body condition (Pettorelli *et al.* 2005). Climate-induced food limitation in late winter was reported to reduce fecundity of female reindeer (*Rangifer tarandus*) during the subsequent autumn (Tveraa *et al.* 2003).

The influences of population density and environmental conditions on life history strategies may also be delayed. Unfavourable environmental conditions at birth, such as high population density, may have long-lasting negative impacts on reproductive performance (Gaillard *et al.* 1992, Panagakakis *et al.* 2017) because of their influence on individual growth and development, which may ultimately affect the quality of adults (Hamel *et al.* 2009). In Soay sheep (*Ovis aries* L.), lasting effects of harsh conditions in the first year of life had

negative influence on body mass, which may delay age at maturity and at first reproduction, and reduce litter size (Forchhammer *et al.* 2001). Harsh conditions can also lead to the selection of certain individuals within a population. For example, restricted forage conditions in the year of birth favoured the survival in the population of female white-tailed deer that had fewer reproductive pauses and higher weaning success (Simard *et al.* 2014b).

Differences in life-history strategies among individuals are expressed through age-related variations in body condition and in the probability of reproduction, with body mass being generally positively correlated with female age (McNamara & Houston 1996). In reindeer and moose, for example, larger females had a greater probability of reproduction than smaller ones (Sand 1996, Tveraa *et al.* 2003, respectively). At old age, the deterioration of physiological capabilities reduces reproductive effort, a process known as reproductive senescence (Medawar 1946, Williams 1957, Hamilton 1966, Kirkwood & Austad 2000). This age-related decline in reproductive effort may be influenced by early-reproductive investment, considering that females producing more offspring in early life tend to reach senescence at a younger age (Ericsson *et al.* 2001, Nussey *et al.* 2006).

Despite age-related strategies, females face the continuous challenge of maintaining energy balance during reproduction. Reproduction is energetically expensive partly because of the fetus development, but mostly because of the high nutritional requirements associated with lactation (Moen 1978, Mauget *et al.* 1997). When energy intake cannot completely meet the energetic demand of lactation, it requires an extensive mobilization of the remaining body reserves following winter (Tollefson *et al.* 2010). If females cannot compensate for reproductive costs and replenish body reserves during summer and autumn, they may be forced into a trade-off between survival and subsequent reproduction (Bårdsen & Tveraa 2012). The body condition reached before the next reproductive event is therefore critical and depends on previous reproduction and resource availability. Female ungulates may adopt a risk-sensitive reproductive allocation strategy to be more resilient to the unpredictable availability of food resources (Bårdsen *et al.* 2010). By storing energy as body reserves, these females reduce their short-term reproductive allocation to ensure future reproduction (Bårdsen *et al.* 2008, Hamel *et al.* 2010).

White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on Anticosti Island provides a good model to study the effects of density and environmental factors on life-history strategies. This is an overabundant population, free of predators and living under harsh and variable environmental conditions. Based on the results of a previous 5-year study (Simard *et al.* 2014b), our main objective was to investigate the factors affecting life-history

strategies of females using a time series with much greater variability in density and environmental conditions. The use of 13 years of monitoring of individual body condition and conception should provide insights into the mechanisms affecting life-history strategies in a resources-limited population. We aimed to 1) determine the influence of density-dependent and -independent factors on the reproductive effort of female white-tailed deer, and 2) assess post-reproductive consequences on body condition. We hypothesized that variations in population density and environmental conditions would determine reproductive effort, which consequently determine post-reproductive body condition. We predicted that high population density, winter with abundant snow, and low quality forage in spring would decrease litter size at conception and delay age at first reproduction. Moreover, we predicted a synergistic effect of density and unfavorable environmental conditions (i.e., snowy winter or low quality forage) on reproductive effort. We expected that post-reproductive consequences on body condition would be determined by the combined effect of litter size and lactation status.

METHODS

Study area and deer population

Anticosti Island (49°N, 62°W; 7,943 km²) is located in the Gulf of St. Lawrence (Québec, Canada), and corresponds to the northern limit of the range of white-tailed deer in North America. Cool and rainy summers, and long and snowy winters characterize the maritime sub-boreal climate of the island. Temperature averages 16°C in July and -11°C in January (Environment Canada 2006). Annual precipitations average 63 cm of rain and 406 cm of snow (Environment Canada 2006). Following the introduction of ca. 220 deer on the Island in 1896, the population increased rapidly (>20 deer/km²; Potvin & Breton 2005). In the past decades, deer browsing has modified the composition of the native plant communities by suppressing the regeneration of white birch (*Betula papyrifera* Marsh.), trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.), and balsam fir (*Abies balsamea*; Tremblay *et al.* 2005), which have been replaced by less palatable species such as white spruce (*Picea glauca*). Nevertheless, the reduction in the availability of high quality forage has not led to a decline in the deer population, and density on the island has remained high (Simard *et al.* 2008). Deer survival and their ability to sustain harsh forage conditions have been linked to the availability of alternative food sources such as winter litterfall of lichen and fir twigs (Tremblay *et al.* 2005, Lefort *et al.* 2007), deer long-term tolerance to forage limitations (Simard *et al.* 2008), and their digestive plasticity for a low quality diet (Bonin *et al.* 2016).

Female reproductive status

During the hunting seasons (September–December) of 2002–2014, we evaluated the body condition of harvested females, and collected their teeth and ovaries (see Appendix 6 for details of sample sizes per year). We estimated age at harvest by counting cementum annuli of incisor teeth (Hamlin *et al.* 2000), from which we

calculated age at conception for the previous autumn (i.e., age at harvest - 1). We only considered adult female ovaries (i.e., 2.5 to 18.5 years old at harvest) because fawns (≤ 1.5 years old at harvest) do not reproduce on Anticosti Island (Simard *et al.* 2014b).

We assessed reproductive status using regressing luteal structures in ovaries, assuming that most females conceived at the first ovulation of the season (Guinness *et al.* 1971). We processed ovaries as Goudreau (1980) to obtain thin sections (10- μ m) of tissues fixed on microscope slides that were examined with an optical microscope (10X or 4X depending on the observer, $n = 2$). We identified the past reproductive status of females based on the presence of scars in ovaries. The *corpus luteum* (CL) of pregnancy, a structure formed after ovulation (1, 2 or 3 depending on litter size), regresses immediately after parturition into *corpus rubrum* (CR, <1 year old), and then into smaller scars called *corpus albicans* (CA, >1 year old; Langvatn *et al.* 1994). We used CR occurrence as an index to confirm parturition during the preceding summer as validated in red deer (*Cervus elaphus*; Langvatn *et al.* 1994). CA do not provide a reliable quantification of the past reproductive events because this degenerative structure may underestimate previous parturitions (Langvatn *et al.* 1994), however they allow the differentiation of nulliparous (i.e., no CA observed) and multiparous females (CA observed together with CR; Simard *et al.* 2014b). We confirmed the concordance among the two observers by comparing the observed number of CR ($R^2 = 1.0$, $n = 30$, $P < 0.001$), CA ($R^2 = 0.9$, $n = 30$, $P < 0.001$), as well as the total number of scars (i.e., CR + CA; $R^2 = 0.9$, $n = 30$, $P < 0.001$).

The lactation status of females was assessed by hunting guides or hunters during field dressing according to the presence or absence of milk in the udder (Noble & Hurley 1999). We assumed that the effectiveness of hunters to estimate lactation status did not change throughout autumn, because the proportion of lactating females was similar in early and late autumn ($73 \pm 2\%$ before 15 October versus $74 \pm 2\%$ after 15 October; $\chi^2 = 0.1$, $df = 1$, $P = 0.8$). Overall, 13% of females had conceived (CR₁, CR₂ or CR₃) but were identified as non-lactating. We assumed fawn mortality rather than incorrect identification of lactation status (Simard *et al.* 2014b). In contrast, misidentification of reproductive status occurred, because 5% of females identified as lactating did not show signs of ovulation for the preceding year (i.e., absence of CR in ovaries; Simard *et al.* 2014b). We removed these observations from our database because we could not confirm whether these females were misidentified as lactating or were indeed still nursing a yearling.

Post-reproductive body condition

We measured dressed body mass (i.e., total body mass after removing viscera) using a spring scale (± 0.25 kg). We estimated body protein reserves by weighting (± 0.5 g) the peroneus muscles using a Pesola

scale (Pesola AG, Baar, Switzerland) because this muscle group has been previously validated as a reliable predictor of protein reserves in ungulates (Crête *et al.* 1993, Taillon *et al.* 2011). Finally, we estimated body fat by inserting a ruler into the rump fat layer (maximum thickness ± 0.2 cm) at 5 and 10 cm from the base of the tail at a 45° angle from the backbone (Leader-Williams & Ricketts 1982). We then averaged both measurements to obtain an index of fat reserves, which has been validated in white-tailed deer (Simard *et al.* 2014a).

Influence of environmental factors on female reproduction

Population density

We used the number of deer seen per hunter per day as an index of population density at conception (i.e., the year preceding the harvest). Estimated population density varied from 3.4 ± 0.2 to 35.0 ± 1.2 deer (mean $\pm$ SE) seen per hunter per day. This index was available for all study zones-year combinations (Figure 2.1), and has been validated in earlier studies on Anticosti Island (Pettorelli *et al.* 2007a, Simard *et al.* 2012).

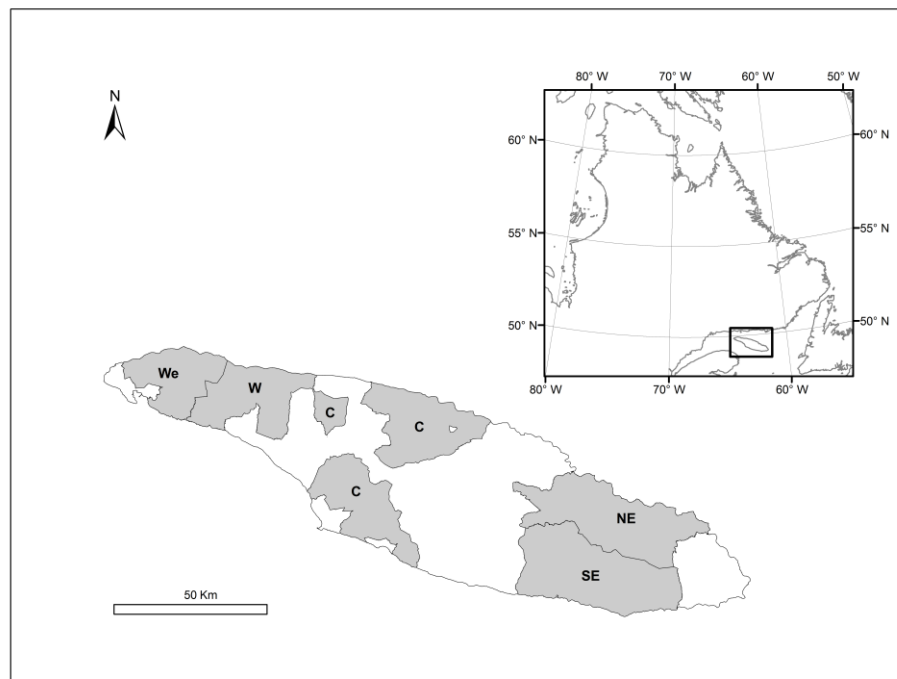


Figure 2.1. Location of the 5 study zones from which deer were harvested from 2002 to 2014 on Anticosti Island (Québec, Canada): West end (We), West (W), Central (C), North-East (NE), and South-East (SE).

Snow

We assessed the influence of snow on reproductive effort of females using snow depth and snow sinking depth. We collected snow measurements at 15-day intervals (October to May beginning in 1984) from 2 stations on the western end of the Island. We measured snow depth (cm) using 10 graduated 3-m rulers and snow sinking depth (cm) using a penetrometer imitating the foot pressure exerted by deer during locomotion (Verme 1968). We used cumulative snow sinking depth in winter (November-May) and spring (March-May) before conception as indices to estimate energy expenditure for locomotion in snow (Simard *et al.* 2014b). We calculated these indices of winter severity (Potvin & Breton 1992) by adding the product of weekly or biweekly sinking depths and the number of days between consecutive readings (NIVA value; $m \times \text{day}$). We used cumulative compact snow depth in autumn (November-December) of conception to estimate the hard layer that limits food acquisition (White *et al.* 2009). We calculated this index of thickness of compacted snow on the ground as Simard *et al.* (2014b), by subtracting cumulative sinking depth from cumulative snow depth.

Vegetation

We used the normalized difference vegetation index (NDVI) from satellite imagery to assess the effect of vegetation productivity on reproduction. We used images (1 km resolution, 10 days composite images eliminating most cloud cover) collected from the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR; Canada Center for Remote Sensing 2016). We excluded pixels of water, and extracted NDVI values ranging from 0 to 1, where green vegetation resulted in higher values. We georeferenced the locations of harvest sites using ArcGIS 10.3.3 (ESRI, Redland, USA). We then created a buffer zone of 5 km radius around each harvest site to characterize the home range of the harvested deer and obtain a representative value of the NDVI. We extracted the average NDVI values associated with those buffer zones from 1 May to 30 June (1985–2014) because this temporal window corresponds to the period when vegetation starts growing and reaches a plateau. We calculated the average NDVI in May and used this value as an index of vegetation productivity (Pettorelli *et al.* 2007b). We also calculated the slope between average NDVI in early May and late June to assess the rate of change in productivity (i.e., the speed of spring vegetation onset; Pettorelli *et al.* 2007b). On Anticosti Island, rapid onset of vegetation associated with delayed spring appears to be advantageous for body condition in white-tailed deer (Ayotte *et al.*; unpublished data, Simard *et al.* 2014a).

Statistical analyses

Female reproduction

We used generalized linear mixed-effects models with the Poisson family (lme4 package, Bates *et al.* 2015; R 3.2.3. v.10.X, R Development Core Team 2015) to assess the influence of density and environmental factors on reproduction. All models included the interaction between year and study zone as a random effect. We investigated the variance observed in reproductive effort parameters (i.e., litter size at conception and age at first conception) according to the following set of explanatory variables: deer density during the year of birth, deer density at conception, cumulative snow sinking depth during the spring preceding conception, cumulative compact snow during the autumn of conception, NDVI during the spring preceding conception, NDVI during the spring the year of birth, the rate of spring green-up preceding conception, and the rate of spring green-up the year of birth (see Appendix 7 for a list of descriptive statistics of quantitative variables). The model that estimated the influence of environmental conditions on litter size at conception included age and age² as covariables. We used the variance inflation factor (VIF) to assess multicollinearity among potential explanatory variables. The highest VIF value was 2.2, thus lower than the value of 3 above which multicollinearity may affect parameter estimates (Zuur *et al.* 2010). Spring NDVI and the rate of spring green-up the year of birth ($r = |0.7|$) were never included together in the same model. We standardized explanatory variables by using a z-transformation (Schielezeth 2010).

We used Akaike Information Criterion (AIC) to select the best models (Burnham & Anderson 2002) explaining variability in litter size at conception [LS] and age at first reproduction [AF]. We based model selection on the hierarchical procedure of Simard *et al.* (2014a; see Appendix 8 for the full list of candidate models). To estimate the influence of environmental conditions on litter size, we first compared the AIC values of the null model (i.e., Model 0; including the intercept) and two reference models (i.e., Model 1; including age as a covariate, and Model 2; including age and age²). To estimate the influence of environmental conditions on age at first reproduction, we used the null model as the reference model (Model 1; model that included only the intercept). In a following step, we added explanatory variables related to density (i.e., Density^{t-1} or Density^{birth}; see Appendix 7) to the reference model to build Models 2–5 (LS) and 2–4 (AF). If any model within the density candidate models had a ΔAIC value < 2 compared to the reference model, the most parsimonious density model was selected for the next step of hierarchical selection. Models 6–24 (LS) and 5–23 (AF) tested the improvement of model fit by adding environmental variables (i.e., Snow^{spring}, Snow^{autumn}, NDVI^{birth}, Green-up^{t-1}, and Green-up^{birth}; see Appendix 7) to the reference model. If an environmental model had a $\Delta AIC < 2$ compared to the reference model, we kept the most parsimonious environmental model for the next step. Based on the results of models 3–24 (LS) and 2–23 (AF), all the variables retained (i.e., density +

environmental variables) in the preceding steps of the hierarchical selection were added to the original reference model (i.e., Model 2 for LS, and Model 1 for AF) to build a new reference model. Those Models 24 (LS) and 23 (AF) corresponded to the best single-effect models. For the final step, we assessed whether the interaction terms (i.e., two or three-way interactions) explained additional variance in response variables compared to the new reference model. For each response variable, the most parsimonious model was selected among models 25–28 (LS) and 24–27 (AF).

We used generalized additive mixed models (gamm; *mgcv* package, Wood 2006; R 3.2.3. v.10.X, R Development Core Team 2015) with smoothing spline to analyse variation in litter size in relation to the age of females, as this relationship was expected to be nonlinear. These models combine the utilities of linear mixed-effects models (lme; Pinheiro & Bates 2000) and generalized additive models (gam; Hastie & Tibshirani 1990) so that random factors, fixed factors and nonlinear predictor variables can all be estimated in the same model. We used the quasipoisson family because the data were overdispersed. We included year nested within study zone as a random effect.

Body condition and reproductive effort

To evaluate how body condition related to past reproductive effort, we performed linear mixed-effects models within the *lme4* package (Bates *et al.* 2015; R 3.2.3. v.10.X, R Development Core Team 2015). We plotted residuals against the explanatory variables to detect non-linear relationships. We investigated the variance observed in the body condition parameters (i.e., dressed body mass, peroneus muscle mass and rump fat thickness) according to age at conception, date at harvest, litter size at conception, lactation status, and the interaction of these last two variables. All models included the interaction between year and study zone as a random effect (see Appendix 9 for the full list of models). We used Pearson correlation to assess correlation between explanatory variables and confirmed that variables were uncorrelated (r 's <|0.5|).

RESULTS

Influence of environmental factors on female reproduction

In 2002–2014, we observed 86% conception rate in harvested female white-tailed deer on Anticosti Island ($n = 1089$). Among these females, 60% conceived a single fawn, 25% conceived twins, and 1% conceived triplets. High population density at conception negatively influenced litter size, i.e. conceiving more than one fetus was more frequent under low densities (35%) compared to high densities (25%; Table 2.1 and Figure 2.2). Litter size at conception decreased by $38 \pm 14\%$ when population density increased from 5 to 35

deer seen per hunter per day (Table 2.1 and Figure 2.2). On average, females conceived less than one fetus when population density was $>18 \pm 4$ deer seen per hunter per day (Table 2.1 and Figure 2.2). High population density in the 1st year of life tended to contribute to larger litter size (Table 2.1 and Figure 2.2). Twenty nine percent of females born at low density conceived more than one fetus compared to 36% for those born at high density (Table 1 and Figure 2). Litter size at conception increased by $47 \pm 30\%$ when population density at birth increased from 5 to 35 deer seen per hunter per day (Table 2.1 and Figure 2.2).

Age at conception of females ranged from 1.5 to 17.5 years (median=4.5 years) and positively influenced litter size (Table 2.1). We observed a peak in the number of fetuses conceived around 9.5 years of age, but no apparent senescence (Figure 2.3 and Appendix 10; edf = 4.438, $F = 29.028$, $P < 0.001$). First reproduction occurred at 1.5 years old for 37% of the females, 31% at 2.5 years old, 15% at 3.5 years old, 13% at 4.5 years old, 3% at 5.5 years old, and 3% between 6.5 and 9.5 years old. High density at conception tended to negatively affect age at first conception and reversed the positive effect of a rapid rate of the spring green-up during the year of birth on age at first conception (Table 2.1 and Figure 2.4).

Table 2.1. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with Z and 95% CI) from the best-supported generalized linear mixed-effects models describing litter size at conception ($n = 1089$) and age at first reproduction ($n = 248$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.

Explanatory variable	Litter size at conception				Age at first reproduction			
	Estim.	SE	Z	95% CI	Estim.	SE	Z	95% CI
Intercept	0.17	0.04	3.6	[0.08; 0.27]	1.00	0.04	25.5	[0.93; 1.08]
Age at conception	0.24	0.04	6.3	[0.17; 0.32]				
Age ²	-0.07	0.02	-3.1	[-0.12; -0.03]				
Density at conception	-0.09	0.04	-2.1	[-0.177; -0.006]	-0.05	0.06	-0.9	[-0.16; 0.06]
Density during the year of birth	0.06	0.03	1.9	[-0.001; 0.121]				
Cumulative snow sinking depth in spring before conception	0.03	0.04	0.8	[-0.04; 0.11]				
Cumulative compact snow in autumn at conception					0.07	0.05	1.3	[-0.03; 0.17]
Rate of spring green-up during the year of birth					-0.02	0.04	-0.6	[-0.10; 0.05]
Interaction (x)								
Density ^{t-1} $\times$ Green-up ^{birth}					0.07	0.04	1.9	[-0.003; 0.149]

Density^{t-1} = density at conception, Green-up^{birth} = rate of spring green-up during the year of birth

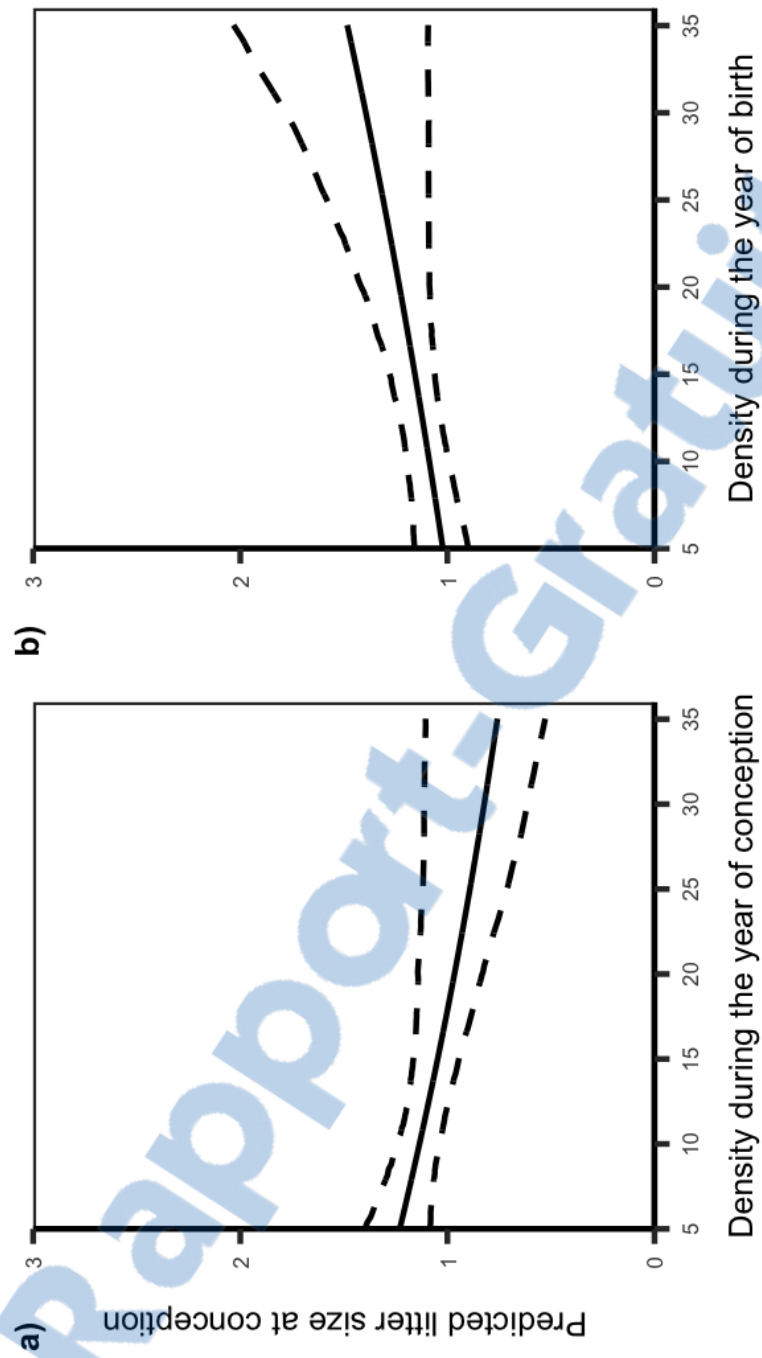


Figure 2.2. Influence of a) population density (deer seen per hunter per day) at conception (i.e., year before the harvest) and b) population density during the year of birth on litter size for white-tailed deer females harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Predicted line ($\pm$ SE in dotted lines) is drawn from parameters estimated with generalized linear mixed-effects models.

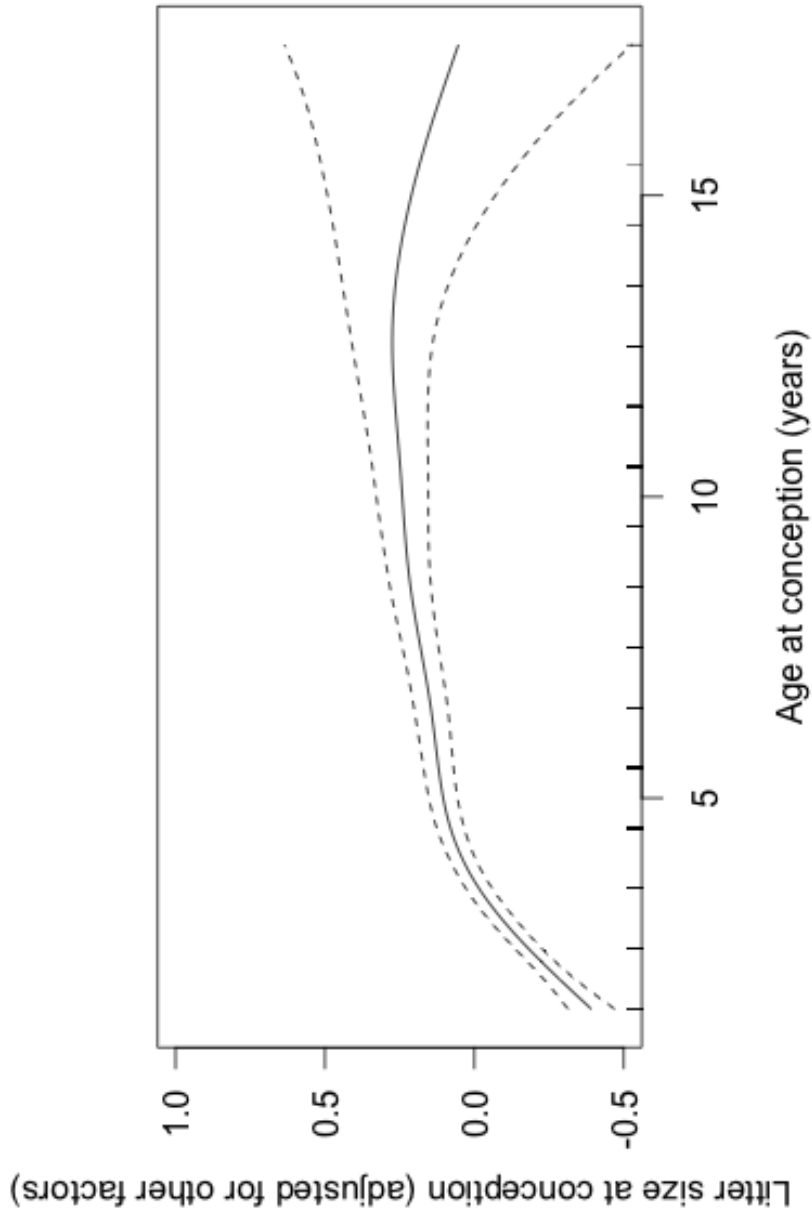


Figure 2.3. The relationship between litter size at conception and age at conception for female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). The curve shown is the result of fitting a generalized additive mixed model with a smoothing spline. The solid line is the predicted value of litter size at conception as a function of age. The dashed lines are approximate 95% pointwise confidence intervals. The short inside tick marks on the abscissa represent the proportion of observations.

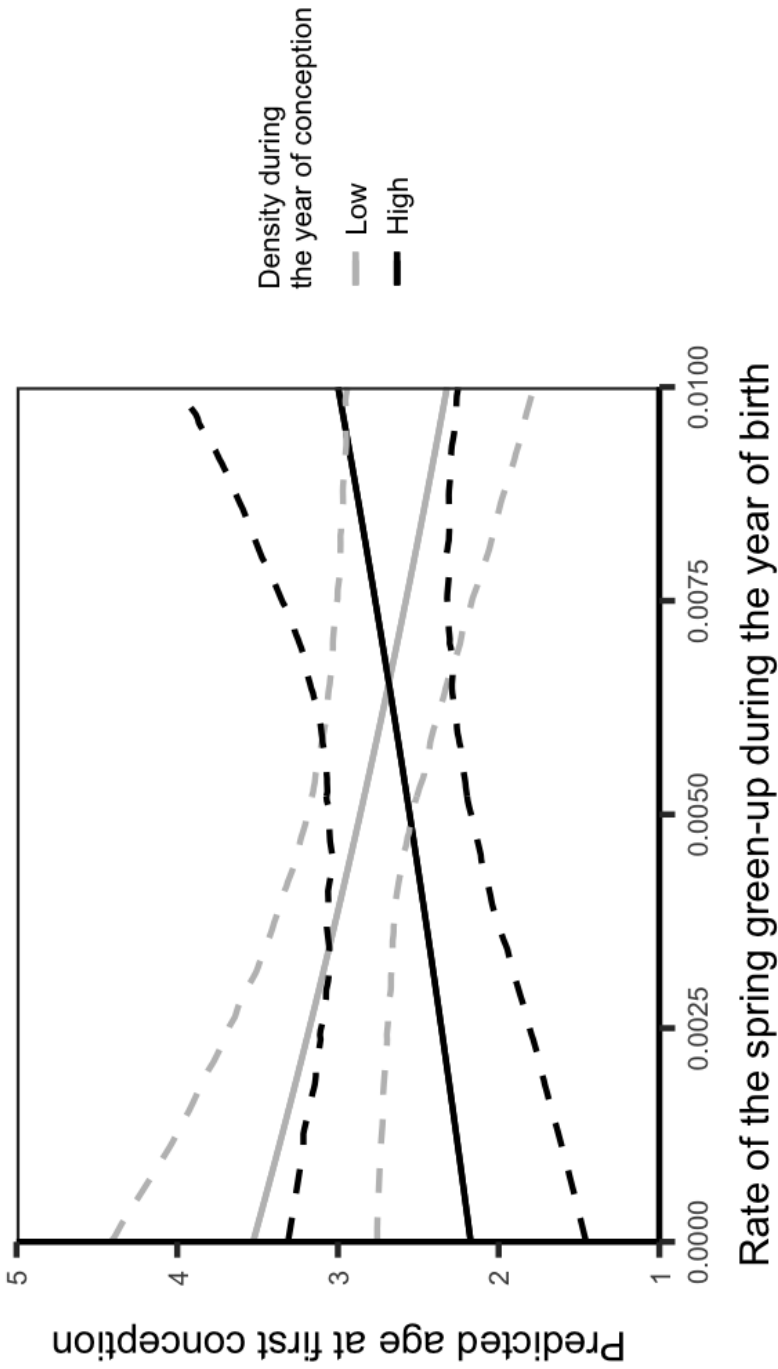


Figure 2.4. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of age at first reproduction for adult female white-tailed deer relative to population density and the rate of the spring green-up during the year of birth on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Low density was set at 7 deer seen per hunter per day, whereas high density was set at 19 deer seen per hunter per day.

Post-reproductive body condition

Age had a positive influence on all three parameters of body condition (Table 2.2). Lactation status and litter size at conception did not have a combined effect on body condition, but they both had single effects (Table 2.2). The main difference in body condition in autumn was between non-lactating and lactating females, independently of litter size (Table 2.2 and Figure 2.5). Dressed body mass was on average 5.2% lower for lactating females than non-lactating females, peroneus muscle mass 1.4% lower, and rump fat thickness 33.3% lower. Litter size at conception did not influence significantly dressed body mass and peroneus muscle mass, but reduced rump fat thickness (Table 2.2 and Figure 2.6). Overall, the average rump fat thickness was 2.31 ± 0.09 cm for females that had not conceived, 1.88 ± 0.09 cm for females that had conceived (1, 2 or 3 fetuses) but were not lactating, and 1.41 ± 0.03 cm for females that had conceived and were lactating.

Table 2.2. Parameter estimates (Estim.) $\pm$ SE (with t and 95% CI) from linear mixed-effects models describing dressed body mass ($n = 1061$), peroneus muscle mass ($n = 1073$) and rump fat thickness ($n = 1071$) for adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014) according to reproduction parameters. The variables with 95% CI that did not include 0 are indicated in bold.

Explanatory variable	Dressed body mass (kg)				Peroneus muscle mass (g)				Rump fat thickness (cm)			
	Estim.	SE	t	95% CI	Estim.	SE	t	95% CI	Estim.	SE	t	95% CI
Intercept	35.97	1.00	35.85	[34.01; 37.94]	89.63	2.01	44.63	[85.69; 93.57]	1.30	0.17	7.58	[0.96; 1.63]
Age at conception	0.31	0.05	6.22	[0.21; 0.41]	0.47	0.14	3.34	[0.19; 0.75]	0.02	0.01	1.92	[-0.0004; 0.0351]
Date at harvest	0.07	0.01	10.18	[0.06; 0.08]	-0.01	0.02	-0.36	[-0.04; 0.03]	0.02	0.001	14.62	[0.015; 0.020]
Litter size at conception	-0.43	0.38	-1.12	[-1.17; 0.32]	-0.61	1.07	-0.57	[-2.70; 1.48]	-0.23	0.07	-3.37	[-0.365; -0.097]
Lactation status	-3.02	0.58	-5.17	[-4.17; -1.88]	-3.79	1.63	-2.33	[-6.99; -0.60]	-0.59	0.10	-5.67	[-0.80; -0.39]
Interaction (x)												
Litter size at conception × Lactation status	0.79	0.50	1.57	[-0.20; 1.77]	2.35	1.40	1.67	[-0.40; 5.09]	0.09	0.09	1.03	[-0.08; 0.27]

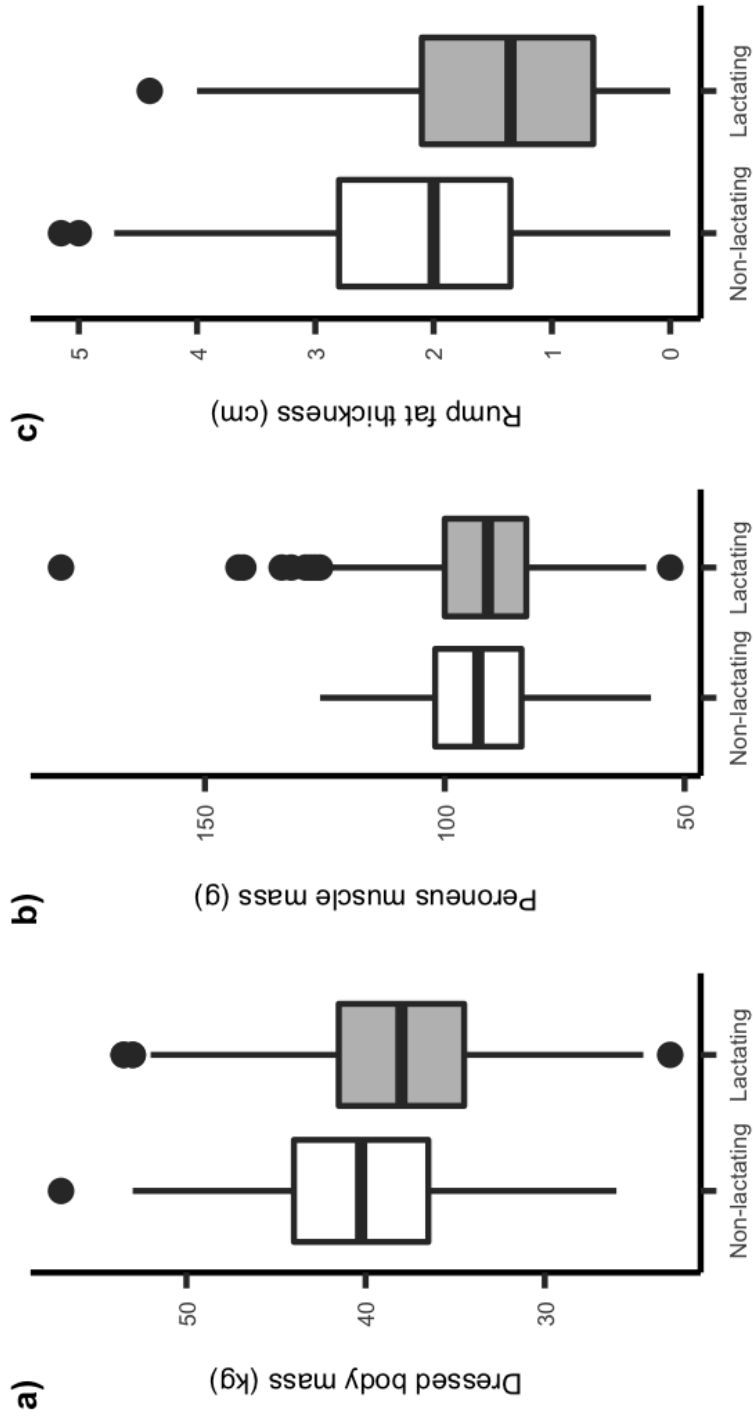


Figure 2.5. Influence of lactation status on a) dressed body mass, b) peroneus muscle mass and c) rump fat thickness in autumn for female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Middle horizontal bars indicate medians; boxes represent the range between first and third quartiles; vertical bars represent the range between the 5th and 95th percentiles, and black dots are outliers.

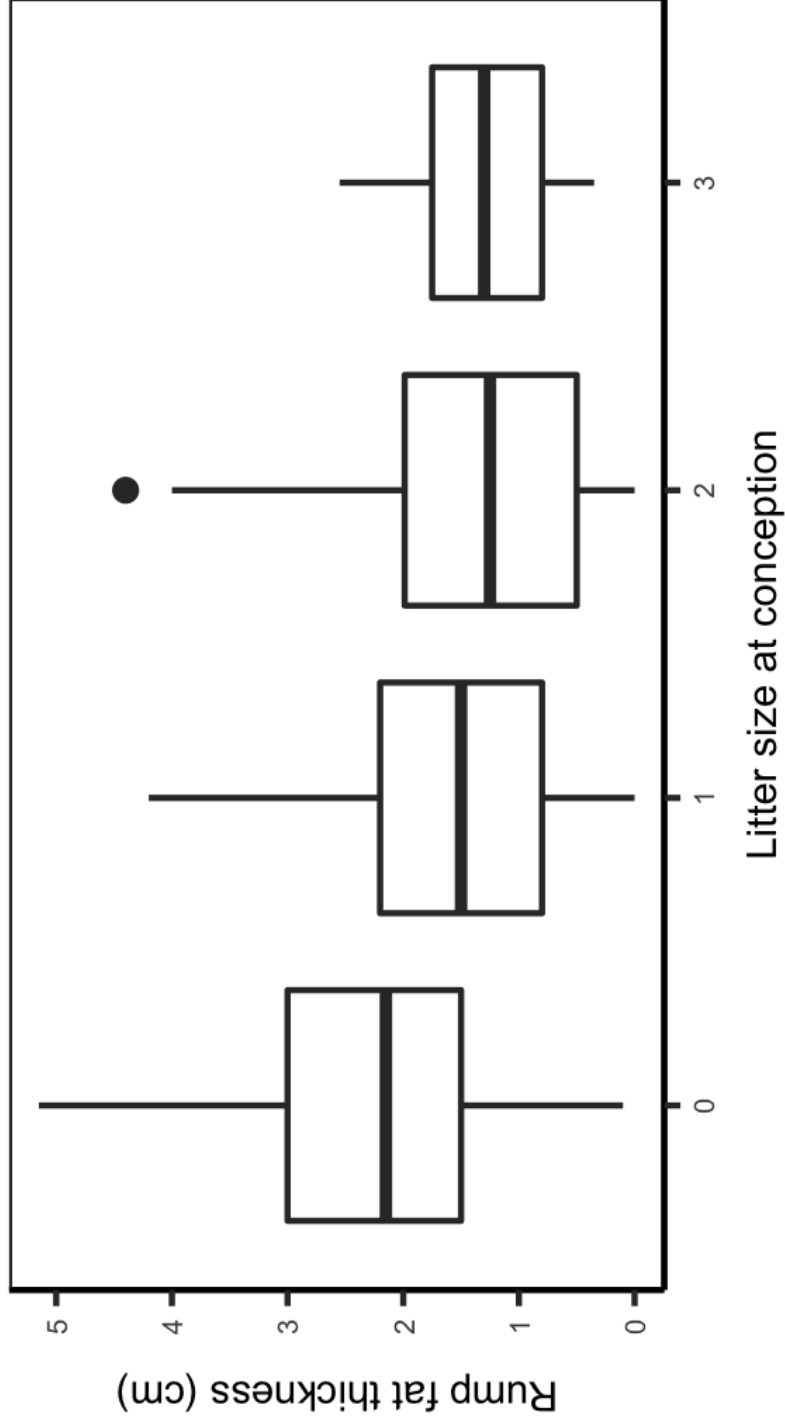


Figure 2.6. Influence of litter size at conception on body condition in the following autumn for female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Middle horizontal bars indicate medians; boxes represent the range between first and third quartiles; vertical bars represent the range between the 5th and 95th percentiles, and black dots are outliers.

DISCUSSION

Using long-term monitoring (2002–2014), we confirmed that female white-tailed deer allocate energy to reproductive effort according to annual variations in environmental conditions, likely to minimize reproductive costs, as previously observed by Simard *et al.* (2014b). Additionally, we determined a threshold in population density at ca. 18 deer seen per hunter per day above which females seemed to adopt a conservative reproductive strategy. We also observed that females born under high densities tended to conceive larger litter sizes. Surprisingly, we found that females facing harsh conditions at birth and during the year of conception tended to reproduce early. In accordance with Simard *et al.* (2014b), our research revealed that female post-reproductive body condition was determined by the reproductive outcome. We confirmed that lactation had a strong negative impact on body condition in autumn. However, we found that body condition was not linked to the number of fetuses conceived, but rather to conceiving or not.

Density and environmental influences on female reproduction

Our results revealed that variations in population density modified the life-history tactics of females. When density at conception was $>18 \pm 4$ deer seen per hunter per day, female deer on Anticosti Island appeared to use a conservative reproductive strategy. They did not reproduce or had a small litter size more likely to survive the winter, while not decreasing the potential for future reproduction. This reproductive plasticity was also observed in moose (Gingras *et al.* 2014) and corresponds to the risk-sensitive regulation of reproductive allocation, in which individuals anticipate resource scarcity for the following winter (Bårdsen *et al.* 2010). High density increases intra-specific competition for forage, and it is expected to reduce intake *per capita*, hence also reducing body reserves in a critical period (Parker *et al.* 2009). Thus, female deer at high population density accumulated less fat reserves in autumn than females at low density, prior to conception, and entered winter in poor body condition (Simard *et al.* 2014a). Accordingly, due to the large energy costs of reproduction that females face, adjustments in life-history tactics can be decisive under harsh conditions at high population density.

Conversely to deer density at conception, deer density at birth tended to increase the probability for females to conceive twins or triplets. Because of the high demographic vigor of deer, high density at birth may imply that environmental conditions of the previous year were favourable, allowing females to grow rapidly (Ayotte *et al.*; unpublished results). This could have allowed them to produce larger litter sizes (i.e., 2-3 fetuses). An alternative explanation is that individuals born in the larger cohorts likely underwent strong selective pressure for the best body condition (e.g., higher biomass), which ultimately resulted in higher survival and reproductive outcomes (Simard *et al.* 2014b, Plard *et al.* 2015).

Surprisingly, few factors explained the age at first conception of female deer on Anticosti Island. Age at first conception tended to be driven by the interaction between habitat conditions early in life and density at conception. Indeed, under low density, females born during a spring with a slow green-up tended to delay primiparity (3.3 ± 0.2 versus 2.8 ± 0.2 years-old, for slow and fast spring green-up, respectively). Early and gradual vegetation emergence in spring (i.e., slow spring green-up) is thought to provide a prolonged period of high quality forage (Pettorelli *et al.* 2005, 2007b). However, on Anticosti Island, slow spring green-up had a negative effect on fat reserves in autumn in female white-tailed deer (Ayotte *et al.*; unpublished results, Simard *et al.* 2014a). We thus hypothesise that a slow spring green-up is unlikely to allow females to reach the biomass required to come into oestrus and reproduce at a young age (Hamilton & Blaxter 1980). However, at high densities, the effect was opposite: females born during a spring with a slow rate of vegetation green-up conceived earlier. Usually, young females experiencing a limitation in food resources are expected to delay the onset of reproduction (Eberhardt 2002). In our study, under severe early-life conditions (referring to a bad start in life; Solberg *et al.* 2004) and high density at conception, females seemed to prioritize reproduction over survival. It is possible that under difficult environmental conditions affecting long-term survival, it could be more profitable to reproduce early instead of delaying reproduction in an uncertain future, which resembles more the fast strategy of short-lived species (Promislow & Harvey 1990).

Assuming that body condition is related to age, the probability to conceive larger litter sizes should also increase with age (McNamara & Houston 1996), mostly because the energetic demand for milk production associated with twins or triplets is high (Moen 1978, Mauget *et al.* 1997). Our results are in accordance with these predictions: young females tended to have smaller litter sizes than older females. This is likely due to the trade-off among growth, survival and reproduction (Stearns 1992), because older females, while also being more experienced, may allocate to reproduction the resources that younger females need for growth and to reach maturity (Flajšman *et al.* 2017). This could explain why older females may accumulate more energy as subcutaneous fat reserves to allocate to reproduction. This is consistent with Monteith *et al.* (2013) who reported that the regulation of energy balance in female mule deer (*Odocoileus hemionus*) was state-dependent and related to individual experience.

Conception rate increased with age for female white-tailed deer on Anticosti Island (Simard *et al.* 2014b). However, we could not identify reproductive senescence, possibly due to low sample size ($n = 26$) for females older than 11.5 years, which did not allow us to adequately estimate variability in litter size at conception. Borowik *et al.* (2016) reported no reproductive senescence in a low-density population of red deer, where yearling and old females were in good body condition to reproduce, mainly due to excellent forage conditions. In our high-density population, where competition is strong and resources are scarce (Tremblay *et al.* 2005),

we expected to detect reproductive senescence in females because they appear to show senescence in body condition (Ayotte *et al.*; unpublished results). Reproductive effort of females over their lifetime on Anticosti Island should have been represented by a bell-shaped curve, as observed in other ungulates (Mysterud *et al.* 2002) and many placental mammals (Nussey *et al.* 2013). However, more studies with larger samples of old females are needed to investigate female reproductive senescence on Anticosti Island. In addition, using longitudinal data could be useful to better test evolutionary predictions of aging (Nussey *et al.* 2013). Long-term individual-based field studies allow, for example, detecting an increased allocation of resources to early life reproduction, which is usually associated with a rapid decline in reproductive performance in later life (Nussey *et al.* 2009).

Post-reproductive body condition

The impact of current reproductive effort on body condition in autumn was mainly attributed to lactation. Body mass, body fat, and body protein contents were lower for lactating females than for non-lactating females in autumn, independently of litter size at conception. This difference in body condition suggests proximal costs of reproduction that lactating females cannot completely compensate with summer foraging. Proximal costs of reproduction have also been observed in other ungulates, such as female elk, which lost 50% of their body fat after reproduction, due to reproductive effort (Cook *et al.* 2004).

Our results highlight that to investigate the costs of reproduction on body condition in autumn it is useful to assess different body condition parameters (i.e., body mass, body fat, and body protein contents; Simard *et al.* 2014b) representing distinct physiological functions (Parker *et al.* 2009). Because body proteins are generally catabolized when all fat reserves have been used (Mautz 1978), the diminution of body proteins observed in lactating females indicates a more stressful situation than the sole diminution of fat reserves. This suggests that the energy allocated to lactation is high (Chan-McLeod *et al.* 1994, Parker *et al.* 2009), and may eventually compromise subsequent reproduction. In addition, the impact could be greater if females face harsh environmental conditions, high population densities (Clutton-Brock *et al.* 1983, Stearns 1989) or both, and ultimately induce feedback effects on lifetime reproductive performance.

As Simard *et al.* (2014b), we did not observe a cost gradient dependent on the interaction between litter size (CR_{0-3}) and lactation status (NL or L), i.e. $CR_0\text{-NL} < CR_1\text{-NL} < CR_2\text{-NL} < CR_3\text{-NL} < CR_1\text{-L} < CR_2\text{-L} < CR_3\text{-L}$. In contrast, we found a cost gradient dependent on conception and lactation status, i.e. $CR_0\text{-NL} < CR_{1,2,3}\text{-NL} < CR_{1,2,3}\text{-L}$. The main differences in fat reserves in autumn were linked to these three classes. i.e. no conception, conceiving with reproductive interruption or carrying a young to term (including lactation). In our

study, we only had data on female body condition in autumn after conception, so that for females that conceived but were non-lactating, we only had signs of conception without any information on the date of fawn loss. Thus, we cannot associate the decrease in fat reserves of these females only to the costs of gestation.

Our results do not support the results of Simard *et al.* (2014b) that fat reserves were lower for females that conceived twins compared to singletons. As mentioned above, the cost gradient was only linked to conceiving or not. Additionally, we did not confirm that non-lactating females had a similar body condition whether they conceived or not. Consequently, our results indicated larger costs of gestation compared to what we expected based on Simard *et al.* (2014b), although the energy costs of gestation remained lower than those of lactation. In white-tailed deer, mass loss for females in gestation corresponded to an increase of 16% of the energy costs, compared to non-gestating females (Pekins *et al.* 1998). Mass recovery, however, could partially be achieved by compensatory mechanisms in summer, such as hyperphagia (Wairimu & Hudson 1993). Females would then need to increase feeding time and/or feeding rates to rapidly build up body reserves before the winter.

Further considerations

Our 13-year study highlights the occurrence of reproductive plasticity in female white-tailed deer. We demonstrated the relevance of considering density-dependent mechanisms and inter-annual variability in environmental conditions to better understand life-history strategies, since both trigger plasticity in reproductive effort. A good understanding of how these factors affect life-history strategies is particularly important for harvested populations because their adaptive management requires information on future reproductive performance at the population level. In this regard, identifying threshold densities where females modify life-history strategies is particularly relevant. Additionally, our long-term study shows that while the main costs of reproduction were attributed to lactation, the costs of gestation were also significant.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) Research Chair in integrated management of the resources of Anticosti Island. We particularly thank Produits forestiers Anticosti for their financial support. We thank M. Bonin, M. Le Corre, and L. De Vriendt for comments on earlier versions of the manuscript. A special thank you to S. de Bellefeuille and the staff of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec who provided their help throughout the study. We are also grateful to the outfitters (SEPAQ Anticosti, Safari Anticosti and Pourvoirie du Lac Geneviève), hunting guides, hunters, local residents, and numerous assistants for their help in the field.

REFERENCES

- Andersen, R. & J. D. C. Linnell. 2000. Irruptive potential in roe deer: density-dependent effects on body mass and fertility. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 698-706.
- Bårdsen, B.-J., P. Fauchald, T. Tveraa, K. Langeland, N. G. Yoccoz & R. A. Ims. 2008. Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology*, 89: 829-837.
- Bårdsen, B.-J. & T. Tveraa. 2012. Density-dependence vs. density-independence – linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *Journal of Animal Ecology*, 81: 364-376.
- Bårdsen, B.-J., T. Tveraa, P. Fauchald & K. Langeland. 2010. Observational evidence of risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Oecologia*, 162: 627-639.
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker & S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. Du Toit & P. Duncan. 2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, 41: 313-357.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein & A. Loison. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*, 25: 446-458.
- Bonin, M., J.-P. Tremblay & S. D. Côté. 2016. Contributions of digestive plasticity to the ability of white-tailed deer to cope with a low-quality diet. *Journal of Mammalogy*, 97: 1406-1413.
- Borowik, T., P. Wawrzyniak & B. Jędrzejewska. 2016. Red deer (*Cervus elaphus*) fertility and survival of young in a low-density population subject to predation and hunting. *Journal of Mammalogy*, 97: 1671-1681.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information-theoretic approach. Second edition. Springer-Verlag, New-York, USA.
- Canada Center for Remote Sensing, Natural Resources Canada. 2016. <<http://www.nrcan.gc.ca/earth-sciences/geomatics/satellite-imagery-air-photos/long-term-satellite-data-records/10935%3E>>. Accessed 22 Jan. 2016.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. F. Holleman. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 938-947.
- Clutton-Brock, T. H. & T. Coulson. 2002. Comparative ungulate dynamics: the devil is in the detail. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357: 1285-1298.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness & S. D. Albon. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology*, 52: 367-383.
- Cook, R. C., J. G. Cook & L. D. Mech. 2004. Nutritional condition of northern yellowstone elk. *Journal of Mammalogy*, 85: 714-722.

- Crête, M., J. Huot, R. Nault & R. Patenaude. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. *Arctic*, 46: 189-196.
- Eberhardt, L. L. 2002. A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology*, 83: 2841-2854.
- Environment Canada. 2006. Climate normals and averages, daily data reports of Port-Menier's station from 1995 to 2005. Atmospheric Environment Service, Ontario, Canada.
- Ericsson, G., K. Wallin, J. P. Ball & M. Broberg. 2001. Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology*, 82: 1613-1620.
- Festa-Bianchet, M. & S. D. Côté. 2008. Mountain goats: ecology, behavior, and conservation of an alpine ungulate. Island Press, Washington, USA.
- Flajšman, K., K. Jerina & B. Pokorný. 2017. Age-related effects of body mass on fertility and litter size in roe deer. *PLoS one*, 12: e0175579
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom & S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 70: 721-729.
- Gaillard, J.-M., A. J. Sempéré, J.-M. Boutin, G. Van Laere & B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1541-1545.
- Gingras, J., S. Couturier, S. D. Côté & J.-P. Tremblay. 2014. Opposite responses of body condition and fertility in adjacent moose populations. *The Journal of Wildlife Management*, 78: 830-839.
- Goudreault, F. 1980. Reproduction and population dynamics of white-tailed deer on Anticosti Island. *MSc Thesis*. Université Laval, Québec, Canada.
- Guinness, F. E., G. A. Lincoln & R. V. Short. 1971. The reproductive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. *Journal of Reproduction and Fertility*, 27: 427-438.
- Hamel, S., S. D. Côté & M. Festa-Bianchet. 2010. Maternal characteristics and environment affect the costs of reproduction in female mountain goats. *Ecology*, 91: 2034-2043.
- Hamel, S., S. D. Côté & M. Festa-Bianchet. 2011. Tradeoff between offspring mass and subsequent reproduction in a highly iteroparous mammal. *Oikos*, 120: 690-695.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2009. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology*, 90: 1981-1995.
- Hamilton, W. D. 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, 12: 12-45.
- Hamilton, W. J. & K. L. Blaxter. 1980. Reproduction in farmed red deer 1. Hind and stag fertility. *Journal of Agricultural Science*, 95: 261-273.
- Hamlin, K. L., D. F. Pac, C. A. Sime, R. M. DeSimone & G. L. Dusek. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 441-449.

- Hastie, T. J. & R. J. Tibshirani. 1990. Generalized Additive Models. Chapman & Hall, London, UK.
- Kirkwood, T. B. L. & S. N. Austad. 2000. Why do we age? *Nature*, 408: 233-238.
- Langvatn, R., Ø. Bakke & S. Engen. 1994. Retrospective studies of red deer reproduction using regressing luteal structures. *The Journal of Wildlife Management*, 58: 654-663.
- Leader-Williams, N. & C. Ricketts. 1982. Seasonal and sexual patterns of growth and condition of reindeer introduced into South Georgia. *Oikos*, 38: 27-39.
- Lefort, S., J.-P. Tremblay, F. Fournier, F. Potvin & J. Huot. 2007. Importance of balsam fir as winter forage for white-tailed deer at the northeastern limit of their distribution range. *Ecoscience*, 14: 109-116.
- Mauget, C., R. Mauget & A. Sempéré. 1997. Metabolic rate in female European roe deer (*Capreolus capreolus*): incidence of reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 731-739.
- Mautz, W. W. 1978. Sledding on a bushy hillside: the fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin*, 6: 88-90.
- McNamara, J. M. & A. I. Houston. 1996. State-dependent life histories. *Nature*, 380: 215-221.
- Medawar, P. B. 1946. Old age and natural death. *Modern Quarterly*, 1: 30-56.
- Moen, A. N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 42: 715-738.
- Monteith, K. L., T. R. Stephenson, V. C. Bleich, M. M. Conner, B. M. Pierce & R. T. Bowyer. 2013. Risk-sensitive allocation in seasonal dynamics of fat and protein reserves in a long-lived mammal. *Journal of Animal Ecology*, 82: 377-388.
- Mysterud, A., G. Steinheim, N. G. Yoccoz, Ø. Holand & N. C. Stenseth. 2002. Early onset of reproductive senescence in domestic sheep, *Ovis aries*. *Oikos*, 97: 177-183.
- Noble, M. S. & W. L. Hurley. 1999. Effects of secretion removal on bovine mammary gland function following an extended milk stasis. *Journal of Dairy Science*, 82: 1723-1730.
- Nussey, D. H., H. Froy, J.-F. Lemaître, J.-M. Gaillard & S. N. Austad. 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing Research Reviews*, 12: 214-225.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Donald, M. Fowlie & T. H. Clutton-Brock. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters*, 9: 1342-1350.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Morris, M. N. Clements, J. M. Pemberton & T. H. Clutton-Brock. 2009. Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist*, 174: 342-357.
- Panagakakis, A., S. Hamel & S. D. Côté. 2017. Influence of early reproductive success on longevity and late reproductive success in an alpine ungulate. *The American Naturalist*, 189: 667-683.
- Parker, K. L., P. S. Barboza & M. P. Gillingham. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23: 57-69.

- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildlife Monographs*, 143: 1-48.
- Parker, K. L., C. T. Robbins & T. A. Hanley. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *The Journal of Wildlife Management*, 48: 474-488.
- Pekins, P. J., K. S. Smith & W. W. Mautz. 1998. The energy cost of gestation in white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1091-1097.
- Pettorelli, N., S. D. Côté, A. Gingras, F. Potvin & J. Huot. 2007a. Aerial surveys vs hunting statistics to monitor deer density: the example of Anticosti Island, Québec, Canada. *Wildlife Biology*, 13: 321-327.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2007b. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88: 381-390.
- Pettorelli, N., R. B. Weladji, Ø. Holand, A. Mysterud, H. Breie & N. C. Stenseth. 2005. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1: 24-26.
- Pinheiro, J. C. & D. M. Bates. 2000. Mixed-effects models in S and S-PLUS. Springer, New York, USA.
- Plard, F., N. G. Yoccoz, C. Bonenfant, F. Klein, C. Warnant & J.-M. Gaillard. 2015. Disentangling direct and growth-mediated influences on early survival: a mechanistic approach. *Journal of Animal Ecology*, 84: 1363-1372.
- Potvin, F. & L. Breton. 1992. Rigueur de l'hiver pour le cerf au Québec : description de l'indicateur prévisionnel NIVA et présentation d'un logiciel approprié. *Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec. Rep. SP 1936*.
- Potvin, F. & L. Breton. 2005. From the field: testing 2 aerial survey techniques on deer in fenced enclosures—visual double-counts and thermal infrared sensing. *Wildlife Society Bulletin*, 33: 317-325.
- Promislow, D. E. L. & P. H. Harvey. 1990. Living fast and dying young: a comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journal of Zoology*, 220: 417-437.
- Sand, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia*, 106: 212-220.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 103-113.
- Simard, M. A., S. D. Côté, A. Gingras & T. Coulson. 2012. Tests of density dependence using indices of relative abundance in a deer population. *Oikos*, 121: 1351-1363.
- Simard, M. A., S. D. Côté, R. B. Weladji & J. Huot. 2008. Feedback effects of chronic browsing on life-history traits of a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 77: 678-686.
- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille & S. D. Côté. 2014a. Influences of habitat composition, plant phenology, and population density on autumn indices of body condition in a northern white-tailed deer population. *Wildlife Monographs*, 187: 1-28.

- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille & S. D. Côté. 2014b. Linking conception and weaning success with environmental variation and female body condition in a northern ungulate. *Journal of Mammalogy*, 95: 311-327.
- Solberg, E. J., A. Loison, J.-M. Gaillard & M. Heim. 2004. Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography*, 27: 677-687.
- Stearns, S. C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259-268.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stewart, K. M., R. T. Bowyer, B. L. Dick, B. K. Johnson & J. G. Kie. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia*, 143: 85-93.
- Taillon, J., V. Brodeur, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2011. Variation in body condition of migratory caribou at calving and weaning: which measures should we use? *Ecoscience*, 18: 295-303.
- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. G. Pilkington, F. M. D. Gulland & T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74: 201-213.
- Tollefson, T. N., L. A. Shipley, W. L. Myers, D. H. Keisler & N. Dasgupta. 2010. Influence of summer and autumn nutrition on body condition and reproduction in lactating mule deer. *The Journal of Wildlife Management*, 74: 974-986.
- Tremblay, J.-P., I. Thibault, C. Dussault, J. Huot & S. D. Côté. 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1087-1096.
- Tveraa, T., P. Fauchald, C. Henaug & N. G. Yoccoz. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. *Oecologia*, 137: 370-376.
- Verme, L. J. 1968. An index of winter weather severity for northern deer. *The Journal of Wildlife Management*, 32: 566-574.
- Wairimu, S. & R. J. Hudson. 1993. Foraging dynamics of wapiti stags (*Cervus elaphus*) during compensatory growth. *Applied Animal Behaviour Science*, 36: 65-79.
- White, K. S., G. W. Pendleton & E. Hood. 2009. Effects of snow on sitka black-tailed deer browse availability and nutritional carrying capacity in Southeastern Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 73: 481-487.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11: 398-411.
- Wood, S. N. 2006. Generalized additive models: an introduction with R. CRC press, Florida, USA.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno & C. S. Elphick. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Bien que les stratégies biodémographiques soient largement étudiées chez les ongulés, notre compréhension des mécanismes sous-jacents à ces stratégies reste à approfondir. Plusieurs questions entourant la façon dont ces mécanismes agissent et le moment auquel ceux-ci prennent place sont encore sans réponse. Notre étude utilise un suivi à long terme sur le cerf de Virginie et tire profit d'une grande base de données couvrant une large échelle spatiotemporelle. D'une part, elle permet d'améliorer nos connaissances quant à la variabilité temporelle des traits biodémographiques puisque nous disposons d'un suivi s'échelonnant sur plus de dix ans. D'autre part, elle permet la prise en compte de la variabilité spatiale dans la variation des traits biodémographiques puisque nous disposons de données provenant de différentes aires géographiques distantes. Ces données donnent lieu à un large éventail de densités de population et de conditions environnementales. En somme, nos résultats montrent de quelle manière la densité de population, le climat et la productivité végétale influencent les stratégies biodémographiques des femelles adultes du cerf de Virginie à l'île d'Anticosti. De plus, nos résultats permettent de mieux comprendre la complexité des problématiques liées à la surabondance d'ongulés.

Notre étude à long terme montre d'abord que la variabilité des traits biodémographiques est liée à des mesures individuelles et populationnelles, ainsi qu'à des facteurs environnementaux. En ce qui a trait aux mesures individuelles, les femelles plus âgées avaient une plus grande masse corporelle et accumulaient plus de réserves de protéines à l'automne (Chapitre 1). Ce sont aussi les individus les plus âgés qui concevaient de plus grandes tailles de portée (Chapitre 2). Au niveau des mesures populationnelles, nos résultats révèlent que l'augmentation de la densité de population réduisait l'accumulation des réserves de gras et de protéines à l'automne (Chapitre 1), ce qui diminuait la probabilité de concevoir des jumeaux ou des triplets (Chapitre 2) et correspond à une stratégie de reproduction conservatrice. De fortes densités de population à la naissance avaient une influence positive sur la masse corporelle des femelles (Chapitre 1) et conséquemment, sur la taille de la portée (Chapitre 2). Il pourrait s'agir d'une conséquence de la forte pression de sélection en début de vie. Finalement, au niveau des facteurs environnementaux, la vitesse de débourrement de la végétation au printemps affectait positivement l'accumulation des réserves de gras (Chapitre 1), un résultat caractéristique des ongulés nordiques.

Dans les dernières décennies, plusieurs études à long terme ont montré que l'influence de la densité de population et des facteurs environnementaux pouvaient avoir des effets simples ou combinés sur les traits biodémographiques (Sæther 1997, Coulson *et al.* 2000). Les données de notre étude permettent de détecter la présence d'un effet synergique entre la densité de population et les facteurs environnementaux sur certains

indicateurs physiologiques de la condition corporelle (Chapitre 1) et sur l'âge à la première reproduction (Chapitre 2). Dans un premier temps, l'effet des conditions de l'hiver précédant sur les réserves automnales de gras était accentué par la densité de population, alors que l'influence négative des précipitations était seulement détectée à faible densité de population (Chapitre 1). Ces résultats mettent en évidence l'importance de l'effet de la quantité de précipitations à l'hiver sur les déplacements du cerf, et ce, particulièrement à forte densité de population. Deuxièmement, à faible densité de population, les femelles nées sous des conditions environnementales défavorables tendaient à retarder l'âge à la première reproduction (Chapitre 2). Enfin, la productivité de la végétation au printemps influençait négativement la masse corporelle des femelles, et cet effet était plus prononcé à forte densité de population (Chapitre 1). Nos résultats corroborent ainsi plusieurs études démontrant que la densité de population et les facteurs environnementaux peuvent avoir des effets synergiques sur les traits biodémographiques.

Pour les femelles qui vivent à densité de population élevée et qui font face à des conditions climatiques rigoureuses, la capacité à ajuster leurs stratégies biodémographiques est un déterminant majeur du potentiel reproducteur (Chapitre 2). Dans cette perspective, nos résultats ont confirmé que la condition corporelle des femelles varie selon l'effort reproducteur (Chapitre 2). L'avantage de mon mémoire est d'utiliser plusieurs indices permettant de distinguer l'amplitude de l'impact de la reproduction sur les paramètres de l'effort reproducteur. Ainsi, nos résultats montrent que la lactation avait une influence négative sur la masse corporelle et les réserves corporelles (Chapitre 2), alors que la conception avait une influence négative sur les réserves de gras (Chapitre 2). Les principales différences dans les réserves de gras à l'automne étaient entre les trois classes suivantes : concevoir, concevoir avec interruption lors de la gestation ou concevoir et de mettre un jeune à terme (incluant la lactation; Chapitre 2).

L'importance de considérer la densité de population

Mon mémoire révèle à quel point les mécanismes dépendants de la densité sont importants dans l'étude des stratégies biodémographiques. Comme chez plusieurs ongulés (Bonenfant *et al.* 2009), nos résultats ont montré que la densité de population avait un impact négatif sur la condition corporelle et la reproduction. Puisque l'accumulation des réserves de gras et de protéines est très sensible à la densité de population (Simard *et al.* 2014a), les femelles ont intérêt à modifier leurs stratégies d'allocation des ressources à densité de population élevée. Cela leur permet d'assurer leur survie à l'hiver et de maximiser la probabilité d'une reproduction subséquente. D'ailleurs, nos données ont permis d'établir un seuil au-delà duquel les femelles du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti semblent utiliser une stratégie de reproduction conservatrice. En effet, nous avons déterminé que lorsque la densité de population à la conception s'élevait à plus de 18 ± 4 cerfs vus par

chasseur par jour, les femelles évitaient la reproduction ou produisaient de petites tailles de portée. Nous suggérons que ce mécanisme s'opère à l'œstrus puisque les femelles doivent accumuler suffisamment de réserves de gras à ce moment pour assurer la gestation (Cook *et al.* 2004a). Tel que proposé par Crête *et al.* (1993), dans les cas où la gestation a lieu, il est possible que d'autres mécanismes physiologiques provoquent l'avortement de la femelle si les réserves corporelles diminuent au point de compromettre la fin de la gestation.

L'étude des mécanismes dépendants de la densité de population reste tout de même complexe, compte tenu des autres facteurs environnementaux tel le climat et la végétation, et de leurs interactions avec la densité. Par exemple, l'impact des conditions environnementales sur la condition corporelle pourrait être accentué à densité de population élevée puisque les individus pourraient être moins bien préparés, en termes de réserves d'énergie, contre les fluctuations environnementales lorsque les ressources sont plus rares (Herfindal *et al.* 2006a).

L'importance de considérer les facteurs environnementaux

Mon mémoire met en lumière l'importance de prendre en compte les facteurs environnementaux dans l'étude des stratégies biodémographiques. Cette importance est d'autant plus capitale dans le cas des ongulés vivants dans des environnements saisonniers, où la reproduction est étroitement liée à la disponibilité des ressources. Plus précisément, l'automne est une période d'accumulation des réserves corporelles avant le rut et l'œstrus (Cook *et al.* 2004a). À l'île d'Anticosti, cette saison s'avère cruciale pour l'accumulation des réserves corporelles pour les femelles. À l'opposé, l'hiver représente plutôt une période de dépense des réserves corporelles dû aux déplacements dans la neige et à la faible abondance des ressources (Mautz 1978). Les femelles mettent ensuite bas au printemps, même si leur condition corporelle est faible, puisqu'il s'agit de la période d'émergence de la végétation. Les femelles peuvent finalement profiter de l'abondance des ressources à l'été et à l'automne pour répondre à la grande demande énergétique associée à la lactation (Moen 1978, Mauget *et al.* 1997). En résumé, ce cycle annuel des variations des réserves corporelles sert de toile de fond pour expliquer l'importance des fluctuations des facteurs environnementaux sur les traits biodémographiques.

Nos résultats montrent que les conditions climatiques ont un impact considérable sur les ongulés puisqu'elles déterminent l'émergence de la végétation et donc la qualité et la disponibilité de leur alimentation (Pettorelli *et al.* 2007b). Pour les ongulés nordiques, un débourrement rapide de la végétation au printemps, associé à une courte saison de croissance, est bénéfique pour la condition corporelle des individus à l'automne (Van der Wal

et al. 2000, Herfindal *et al.* 2006b). Nos résultats suggèrent que la variation de la productivité des ressources a un impact plus grand que la variation de la qualité des ressources pour les gains en masse à l'automne.

Nos résultats mettent en lumière l'influence des variations du climat hivernal sur les ongulés puisqu'elles induisent des différences dans les dépenses énergétiques pour la thermorégulation (Parker & Robbins 1985) et les déplacements dans la neige (Parker *et al.* 1984). Ainsi, durant les hivers rigoureux (c.-à-d. précipitations abondantes), les individus de notre étude semblaient incapables de réduire le taux de déclin des réserves de gras métabolisés durant cette période ou de compenser le stress nutritionnel avec les réserves cumulées via l'alimentation pendant l'été (Mautz 1978). Notre étude suggère donc que les précipitations hivernales sont l'un des principaux facteurs affectant les réserves de gras à l'automne.

Notre étude rend compte de l'impact indirect du climat sur les gains en masse et en réserves corporelles via la végétation à l'automne. Considérant le lien étroit entre la condition corporelle et la reproduction, nos résultats suggèrent qu'une limitation des ressources à l'automne pourrait avoir une influence négative sur la taille de la portée l'année suivante, par exemple. Ceci est d'autant plus vrai pour les femelles qui allaitent, puisque leurs réserves de gras sont épuisées à la fin de l'été.

La gestion d'un ongulé surabondant dans un environnement saisonnier

Mon mémoire rappelle à quel point la gestion d'une population surabondante d'ongulés peut être complexe, d'autant plus que cette gestion amène non seulement des préoccupations écologiques, mais doit aussi combler les sphères sociales et économiques. En ce sens, un système de gestion efficace devrait permettre d'atteindre un équilibre entre les besoins des populations animales et végétales et les besoins humains (Bolen & Robinson 1999). Actuellement, à l'île d'Anticosti, le maintien d'une densité de population élevée représente des retombées économiques majeures, mais entraîne simultanément la détérioration des communautés végétales et de l'habitat du cerf. Compte tenu de ces éléments, une stratégie de gestion efficace devrait tendre vers une chasse sportive durable tout en assurant la conservation de l'écosystème (Festa-Bianchet 2007, Apollonio *et al.* 2017). Une meilleure compréhension de la nature des relations entre la densité de population et les facteurs environnementaux sur les traits biodémographiques de cette population fournit des éléments essentiels au développement de mesures de gestion efficaces.

De manière à tenir compte de la plasticité reproductive des femelles et du caractère dynamique de la capacité de support du milieu, nous préconisons une gestion adaptative intégrant davantage les processus biologiques et écologiques affectant les cerfs de Virginie à l'île d'Anticosti. Nos résultats ont montré que la variation de la

densité de population modifie les tactiques de reproduction des femelles. Lorsque la densité de population à la conception s'élevait à plus de 18 ± 4 cerfs vus par chasseur par jour, les femelles évitaient la reproduction ou produisaient de petites tailles de portée. Donc, on pourrait s'attendre à une croissance démographique plus faible durant les années suivant une période où la densité de population d'un secteur donné est supérieure à 18 ± 4 cerfs vus par chasseurs par jour. Nos résultats montrent aussi que les conditions climatiques peuvent altérer la qualité et la disponibilité des ressources des cerfs, en plus d'avoir un impact direct sur leurs dépenses énergétiques. Dans notre étude, ces facteurs affectaient la condition corporelle des femelles et conséquemment la taille de la portée l'année suivante. La prise en compte de la variabilité annuelle de la disponibilité des ressources et des conditions climatiques pourrait donc permettre une meilleure gestion de la productivité de la population de cerfs.

Dans les secteurs ou les années à faible densité, nous suggérons de poursuivre la récolte des femelles, mais d'éviter celles accompagnées de faons. Cette chasse sélective basée sur le statut reproducteur favoriserait l'abattage des faons seuls, des juvéniles et des femelles plus âgées, imitant ainsi des mortalités naturelles (Festa-Bianchet 2007). Bien qu'à l'île d'Anticosti les femelles se reproduisent pour la première fois en moyenne à 2,5 ans et que le taux de conception demeure élevé, ce système de gestion pourrait permettre d'augmenter la probabilité de survie naturelle des faons, mais surtout d'améliorer leur développement. À l'île de Rum, où le cerf rouge vit dans des conditions similaires à celles du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti, les faons ayant perdu leur mère avant ou après le sevrage avaient un risque plus élevé de mortalité et la condition physique des faons mâles était compromise (Andres *et al.* 2013). Aussi, Simard *et al.* (2013) ont montré qu'une augmentation locale de la pression de chasse axée sur la récolte des cerfs sans bois de manière non-sélective pour le statut reproducteur ne permettait pas de diminuer la densité de cerfs, d'améliorer la condition corporelle des femelles ou d'augmenter la productivité végétale. Toutefois, Giroux *et al.* (2014) ont montré que pour les cerfs de Virginie âgés de 1,5 an, une réduction de la densité de population (<15 cerfs/km²) permettait de produire des cerfs plus lourds et par conséquent, plus attrayant pour la chasse. Ces derniers résultats correspondent à ce que nous avons montré chez les femelles adultes, pour lesquelles une faible densité de population leur permettait d'accumuler plus de réserves de gras et de protéines à l'automne qu'une densité de population élevée. Bien que nous préconisons cette chasse sélective, un suivi de la dynamique de la population est nécessaire pour évaluer ses effets évolutifs potentiels sur les traits biodémographiques des femelles (Mysterud 2011).

Nos résultats ont mis en lumière la pertinence de la récolte à long terme de données relatives à la condition corporelle et au statut reproducteur des individus pour mieux comprendre l'influence des facteurs intrinsèques et extrinsèques sur les stratégies biodémographiques d'un ongulé nordique. Dans l'optique d'une gestion

adaptative, nous recommandons principalement de maintenir en place un suivi à long terme des mesures corporelles et des indices de reproduction des ongulés. La prise en compte des paramètres biodémographiques des individus chassés telles la masse corporelle, les réserves de gras et de protéines, est utile pour évaluer l'impact de la densité de population et des conditions environnementales, d'autant plus que dans notre cas, l'automne se révèle une saison décisive pour l'accumulation des réserves corporelles et conséquemment, pour la conception. Ces paramètres sont des outils qui répondent rapidement aux variations annuelles et intègrent donc l'effet de la densité de population et des facteurs environnementaux. Ils peuvent ainsi agir à titre d'indicateurs de changements écologiques. Dans le cas d'Anticosti, ces indices peuvent servir de base quantitative pour l'établissement des quotas de chasse, par exemple. La prise de mesures liées à l'individu est aussi importante lors des suivis. Notamment, le prélèvement des incisives pour l'évaluation de l'âge, l'observation de la présence ou de l'absence de lait dans les mamelles ou dans les pis pour la détermination du statut de lactation et la date et le lieu d'abattage sont des mesures indispensables. Elles permettent de faire un suivi général spatialement explicite de l'état de la population au niveau de la structure d'âge, de la condition corporelle et de la reproduction.

Afin d'établir des liens directs entre les traits biodémographiques et la densité de population, nous prôtons aussi le suivi direct des populations de cerfs de Virginie. Les estimés de populations obtenus grâce à la collaboration des chasseurs (c.-à-d. nombre de cerfs vus par chasseur par jour) sont primordiaux afin d'inférer l'effet des variations spatiotemporelles de la densité de population sur la condition corporelle et la reproduction des cerfs. Ces estimés du nombre de cerfs vus par chasseur par jour demeurent fiables à l'île d'Anticosti puisqu'ils sont corrélés aux inventaires aériens (Pettorelli *et al.* 2007a). L'ensemble de ces données contribue à améliorer notre compréhension des processus d'allocation d'énergie chez une population d'ongulés surabondants. Ainsi, nous encourageons la collecte de ces indices faciles à mesurer et peu onéreux qui maximisent l'efficacité d'échantillonnage, dans le but de permettre la gestion adaptative d'une population.

Puisque la végétation semble être une composante clé dans notre étude, nous préconisons également l'intégration d'un indicateur de la phénologie des plantes (p. ex. l'indice différentiel normalisé de la végétation, NDVI) pour comprendre les patrons de végétation et les effets potentiels de la variabilité de ceux-ci sur la condition corporelle et la reproduction des individus.

À plus long terme, la connaissance des patrons comportementaux sous-jacents aux stratégies biodémographiques adoptées par les individus, dans le contexte actuel de surabondance de population, pourrait permettre d'établir des modèles biodémographiques. De tels modèles prédictifs permettant d'expliquer

mathématiquement les changements observés dans la dynamique d'une population pourraient permettre, par exemple, de connaître le taux de croissance démographique anticipé pour une année donnée. Ils pourraient être utilisés pour prédire la dynamique future de la population de cerfs à l'île d'Anticosti en tenant compte de la variabilité des conditions environnementales, comme l'ont fait Davis *et al.* (2016) pour le chevreuil. D'ailleurs, nos résultats montrent que les traits biodémographiques des femelles pourraient être influencés autant par des mesures individuelles et populationnelles que par des facteurs environnementaux. Ces éléments devraient donc être considérés dans les projections démographiques à long terme des populations. Puisque les problématiques de surabondance d'ongulés risquent de s'amplifier en réponse aux changements globaux du climat et à l'anthropisation des milieux naturels, nous pensons aussi que les prédictions sur ces éléments devraient être intégrées dans la gestion future. Ces modèles incorporant la complexité des interactions entre la densité de population et les facteurs environnementaux deviendraient ainsi des outils prédictifs permettant d'améliorer les perspectives d'aménagement et d'orienter la gestion de la faune. À plus large échelle, ces informations pourraient également être utiles à la compréhension des enjeux liés aux problématiques de surabondance des cervidés (Côté *et al.* 2004).

Limitations et perspectives de recherche

Notre compréhension des mécanismes sous-jacents aux stratégies biodémographiques nécessite encore des connaissances sur la façon dont ils agissent et à quel moment ceux-ci prennent place. Bien que nous disposions d'une grande base de données d'un suivi à long terme, il serait intéressant de suivre des individus marqués pour mieux comprendre les compromis d'allocation des ressources pour les diverses saisons. Le marquage des cerfs demeure coûteux et complexe à l'île d'Anticosti, mais un tel suivi permettrait non seulement de valider les résultats provenant de nos données transversales, mais aussi de tenir compte des variations inter-individuelles dans les stratégies biodémographiques.

Beaucoup d'études s'intéressent à la manière dont la reproduction varie en fonction de l'âge. Les processus menant à une diminution de la performance avec l'âge sont de mieux en mieux compris, mais l'évidence d'une sénescence reproductive reste encore peu documentée chez les ongulés. Dans notre étude, nous avons déterminé que le taux de conception augmentait en fonction de l'âge pour les femelles du cerf de Virginie, à l'île d'Anticosti. Par contre, nos données ne permettaient pas d'identifier la présence ou l'absence de sénescence reproductive. Ceci est probablement dû à notre faible taille d'échantillon ($n = 26$) pour les femelles âgées de plus de 11,5 ans, laquelle empêchait d'estimer adéquatement la variabilité dans la taille de la portée à la conception. Alternativement, avec un suivi d'individus marqués, il serait possible d'identifier de nouveaux indices pouvant révéler un effet dû à la sénescence reproductive, tel que la masse corporelle des faons de

femelles d'âge connu. Dans ce cas-ci, on pourrait s'attendre à ce que la sénescence reproductive engendre une diminution de la masse des faons chez les mères âgées (Mysterud *et al.* 2002, Nussey *et al.* 2006).

Avec notre suivi transversal, nous disposons seulement de données sur la condition corporelle des femelles à l'automne, c'est-à-dire après la conception. Par conséquent, nous ne connaissons pas les dates d'interruption de la gestation pour les femelles que nous avons recensées comme ayant conçu, mais qui n'allaitaient pas. Il est alors difficile de bien dissocier l'impact de la gestation de l'impact de la lactation sur la condition corporelle post-reproduction. L'utilisation d'échographes chez des femelles marquées nous permettrait d'obtenir une date approximative de l'interruption de la gestation et de vérifier si la diminution observée dans les réserves de gras de ces femelles ayant conçu est uniquement due au coût de la gestation.

Finalement, la chasse sélective basée sur la préférence des chasseurs, par exemple, pour différents traits phénotypiques, est largement documentée chez les ongulés (Mysterud 2011). Toutefois, cette chasse sélective dépend également des opportunités qu'ont les chasseurs d'être sélectif, en fonction des quotas de chasse, des méthodes de chasse, de l'abondance des individus, etc. (Mysterud 2011, Solberg *et al.* 2000). Dans le cas d'Anticosti, on pourrait s'attendre à un risque de biais associé à la sélectivité pour les femelles selon la présence ou non d'un guide, mais surtout selon la densité de population. Par exemple, à densité de population élevée, les chasseurs ont tendance à être beaucoup plus sélectifs et pourraient donc favoriser la récolte de femelles présentant une grande masse corporelle. Cette chasse sélective pour la taille pourrait mener à une surestimation de la masse corporelle moyenne de la population pour les années à densité de population élevée. Dans notre étude, ce biais aurait eu pour effet de réduire les écarts de la masse corporelle entre les années de densité de population élevée et les années de faible densité de population. Pelletier *et al.* (2012) ont d'ailleurs rapporté qu'une chasse sélective pour les mouflons d'Amérique présentant de grosses cornes (c.-à.-d. chasse au trophée) pourrait mener à un biais dans les changements temporels des traits morphologiques estimés à partir des mesures prises sur les individus récoltés à la chasse. Ainsi, une chasse sélective pourrait conduire à une sous-estimation de l'amplitude des changements réels dans la population (Pelletier *et al.* 2012).

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock & F. E. Guinness. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology*, 56: 69-81.
- Albon, S. D., B. Mitchell, B. J. Huby & D. Brown. 1986. Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *Journal of Zoology*, 209: 447-460.
- Andersen, R. & J. D. C. Linnell. 2000. Irruptive potential in roe deer: density-dependent effects on body mass and fertility. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 698-706.
- Andres, D., T. H. Clutton-Brock, L. E. B. Kruuk, J. M. Pemberton, K. V. Stopher & K. E. Ruckstuhl. 2013. Sex differences in the consequences of maternal loss in a long-lived mammal, the red deer (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 1249-1258.
- Apollonio, M., V. V. Belkin, J. Borkowski, O. I. Borodin, T. Borowik, F. Cagnacci, A. A. Danilkin, P. I. Danilov, A. Faybich, F. Ferretti, J.-M. Gaillard, M. Hayward, P. Heshtaut, M. Heurich, A. Hurynovich, A. Kashtalyan, G. I. H. Kerley, P. Kjellander, R. Kowalczyk, A. Kozorez, S. Matveytchuk, J. M. Milner, A. Mysterud, J. Ozoliņš, D. V. Panchenko, W. Peters, T. Podgórski, B. Pokorny, C. M. Rolandsen, V. Ruusila, K. Schmidt, T. P. Sipko, R. Veeroja, P. Velihurau & G. Yanuta. 2017. Challenges and science-based implications for modern management and conservation of European ungulate populations. *Mammal Research*, 62: 209-217.
- Bårdsen, B.-J., P. Fauchald, T. Tveraa, K. Langeland, N. G. Yoccoz & R. A. Ims. 2008. Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology*, 89: 829-837.
- Bårdsen, B.-J., M. W. Næss, T. Tveraa, K. Langeland & P. Fauchald. 2014. Risk-sensitive reproductive allocation: fitness consequences of body mass losses in two contrasting environments. *Ecology and Evolution*, 4: 1030-1038.
- Bårdsen, B.-J. & T. Tveraa. 2012. Density-dependence vs. density-independence – linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *Journal of Animal Ecology*, 81: 364-376.
- Bolen, E. G. & W. L. Robinson. 1999. Wildlife ecology and management, 4th edition. Prentice Hall, New Jersey, USA.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, T. Coulson, M. Festa-Bianchet, A. Loison, M. Garel, L. E. Loe, P. Blanchard, N. Pettorelli, N. Owen-Smith, J. Du Toit & P. Duncan. 2009. Empirical evidence of density-dependence in populations of large herbivores. *Advances in Ecological Research*, 41: 313-357.
- Bonenfant, C., J.-M. Gaillard, F. Klein & A. Loison. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer *Cervus elaphus* in a temperate forest. *Ecography*, 25: 446-458.
- Bonin, M., J.-P. Tremblay & S. D. Côté. 2016. Contributions of digestive plasticity to the ability of white-tailed deer to cope with a low-quality diet. *Journal of Mammalogy*, 97: 1406-1413.

- Brody, S. 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold Publishing Corporation, New York, USA.
- Bronson, F. H. 1985. Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biology of Reproduction*, 32: 1-26.
- Caughley, G. 1970. Eruption of ungulate populations, with emphasis on himalayan thar in New Zealand. *Ecology*, 51: 53-72.
- Caughley, G. 1979. What is this thing called carrying capacity? In: *North american elk: ecology, behavior and management* (Ed. by M. S. Boyce & L. D. Hayden-Wing). Pp 2-8. University of Wyoming Press, Wyoming, USA.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. F. Holleman. 1994. Effects of protein and energy intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 938-947.
- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White & D. E. Russel. 1995. Body mass and composition indices for female barren-ground caribou. *The Journal of Wildlife Management*, 59: 278-291.
- Clutton-Brock, T. H., M. Major & F. E. Guinness. 1985. Population regulation in male and female red deer. *Journal of Animal Ecology*, 54: 831-846.
- Cole, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quarterly Review of Biology*, 29: 103-137.
- Cook, J. G., B. K. Johnson, R. C. Cook, R. A. Riggs, T. Delcurto, L. D. Bryant & L. L. Irwin. 2004a. Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs*, 155: 1-61.
- Cook, R. C., J. G. Cook & L. D. Mech. 2004b. Nutritional condition of northern yellowstone elk. *Journal of Mammalogy*, 85: 714-722.
- Côté, S. D., T. P. Rooney, J.-P. Tremblay, C. Dussault & D. M. Waller. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 35: 113-147.
- Coulson, T., E. J. Milner-Gulland & T. H. Clutton-Brock. 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society B*, 267: 1771-1779.
- Crête, M., J. Huot, R. Nault & R. Patenaude. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. *Arctic*, 46: 189-196.
- Davis, M. L., P. A. Stephens & P. Kjellander. 2016. Beyond climate envelope projections: roe reer survival and environmental change. *The Journal of Wildlife Management*, 80: 452-464.

- Derocher, A. E. & I. Stirling. 1994. Age-specific reproductive performance of female polar bears (*Ursus maritimus*). *Journal of Zoology*, 234: 527-536.
- Environment Canada. 2006. Climate normals and averages, daily data reports of Port-Menier's station from 1995 to 2005. Atmospheric Environment Service, Ontario, Canada.
- Fauchald, P., T. Tveraa, C. Henaug & N. G. Yoccoz. 2004. Adaptive regulation of body reserves in reindeer, *Rangifer tarandus*: a feeding experiment. *Oikos*, 107: 583-591.
- Festa-Bianchet, M. 2007. Ecology, evolution, economics, and ungulate management. In: *Wildlife Science: Linking Ecological Theory and Management Applications* (Ed. by T. E. Fulbright & D. G. Hewitt). Pp 183-202. CRC Press, Florida, USA.
- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard & J. T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *The American Naturalist*, 152: 367-379.
- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindstrom & S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, 70: 721-729.
- Forchhammer, M. C., N. C. Stenseth, E. Post & R. Langvatn. 1998. Population dynamics of Norwegian red deer: density-dependence and climatic variation. *Proceedings of the Royal Society B*, 265: 341-350.
- Forsyth, D. M. 2006. Controls on the population dynamics of invading mammals. In: *Biological invasions in New Zealand* (Ed. by R. B. Allen & W. G. Lee) Pp 179-193. Springer, Berlin, Germany.
- Fryxell, J. M., D. J. T. Huxell, A. B. Lambert & P. C. Smith. 1991. Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 55: 377-385.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison & C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 367-393.
- Gaillard, J.-M., A. Loison, C. Toïgo, D. Delorme & G. Van Laere. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience*, 10: 412-420.
- Gaillard, J.-M., A. J. Sempéré, J.-M. Boutin, G. Van Laere & B. Boisaubert. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Canadian Journal of Zoology*, 70: 1541-1545.
- Garel, M., D. M. Forsyth, A. Loison, D. Dubray, J.-M. Jullien, K. G. Tustin, D. Maillard & J.-M. Gaillard. 2011. Age-related male reproductive effort in two mountain ungulates of contrasting sexual size dimorphism. *Canadian Journal of Zoology*, 89: 929-937.

- Garel, M., E. J. Solberg, B.-E. Sæther, V. Grøtan, J. Tufto & M. Heim. 2009. Age, size, and spatiotemporal variation in ovulation patterns of a seasonal breeder, the norwegian moose (*Alces alces*). *The American Naturalist*, 173: 89-104.
- Gingras, J., S. Couturier, S. D. Côté & J.-P. Tremblay. 2014. Opposite responses of body condition and fertility in adjacent moose populations. *The Journal of Wildlife Management*, 78: 830-839.
- Giroux, M.-A., J.-P. Tremblay, M. A. Simard, N. G. Yoccoz & S. D. Côté. 2014. Forage-mediated density and climate effects on body mass in a temperate herbivore: a mechanistic approach. *Ecology*, 95: 1332-1340.
- Gittleman, J. L. & S. D. Thompson. 1988. Energy allocation in mammalian reproduction. *American Zoologist*, 28: 863-875.
- Green, W. C. H. 1990. Reproductive effort and associated costs in bison (*Bison bison*): do older mothers try harder? *Behavioral Ecology*, 1: 148-160.
- Hamel, S. & S. D. Côté. 2009. Foraging decisions in a capital breeder: trade-offs between mass gain and lactation. *Oecologia*, 161: 421-432.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, M. Festa- Bianchet & S. D. Côté. 2009. Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology*, 90: 1981-1995.
- Hamel, S., J.-M. Gaillard, N. G. Yoccoz, S. D. Albon, S. D. Côté, J. M. Craine, M. Festa-Bianchet, M. Garel, P. Lee, C. Moss, D. H. Nussey, F. Pelletier, A. Stien & T. Tveraa. 2016. Cohort variation in individual body mass dissipates with age in large herbivores. *Ecological Monographs*, 86: 517-543.
- Hamlin, K. L., D. F. Pac, C. A. Sime, R. M. DeSimone & G. L. Dusek. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, 64: 441-449.
- Herfindal, I., B.-E. Sæther, E. J. Solberg, R. Andersen & K. A. Høgda. 2006a. Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1110-1118.
- Herfindal, I., E. J. Solberg, B.-E. Sæther, K. A. Høgda & R. Andersen. 2006b. Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. *Oecologia*, 150: 213-224.
- Jakob, E. M., S. D. Marshall & G. W. Uetz. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos*, 77: 61-67.
- Kirkwood, T. B. L. 1977. Evolution of ageing. *Nature*, 270: 301-304.
- Kirkwood, T. B. L. & M. R. Rose. 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 332: 15-24.

- Kudo, G. 1991. Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arctic and Alpine Research*, 23: 436-443.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burkey & T. H. Clutton-Brock. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 65: 653-670.
- Langvatn, R., Ø. Bakke & S. Engen. 1994. Retrospective studies of red deer reproduction using regressing luteal structures. *The Journal of Wildlife Management*, 58: 654-663.
- Langvatn, R., A. Mysterud, N. C. Stenseth & N. G. Yoccoz. 2004. Timing and synchrony of ovulation in red deer constrained by short northern summers. *The American Naturalist*, 163: 763-772.
- Lebreton, J.-D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Lemaître, J.-F., J.-M. Gaillard, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock & D. H. Nussey. 2014. Early life expenditure in sexual competition is associated with increased reproductive senescence in male red deer. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20140792.
- Lesage, L., M. Crête, J. Huot & J.-P. Ouellet. 2001. Evidence for a trade-off between growth and body reserves in northern white-tailed deer. *Oecologia*, 126: 30-41.
- Martínez-Jauregui, M., A. San Miguel-Ayán, A. Mysterud, C. Rodríguez-Vigal, T. H. Clutton-Brock, R. Langvatn & T. Coulson. 2009. Are local weather, NDVI and NAO consistent determinants of red deer weight across three contrasting European countries? *Global Change Biology*, 15: 1727-1738.
- Mason, T. H. E., M. Apollonio, R. Chirichella, S. G. Willis & P. A. Stephens. 2014. Environmental change and long-term body mass declines in an alpine mammal. *Frontiers in Zoology*, 11: 69.
- Mauget, C., R. Mauget & A. Sempéré. 1997. Metabolic rate in female European roe deer (*Capreolus capreolus*): incidence of reproduction. *Canadian Journal of Zoology*, 75: 731-739.
- Mautz, W. W. 1978. Sledding on a bushy hillside: the fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin*, 6: 88-90.
- McNamara, J. M. & A. I. Houston. 1996. State-dependent life histories. *Nature*, 380: 215-221.
- Moen, A. N. 1978. Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer. *The Journal of Wildlife Management*, 42: 715-738.
- Monaghan, P., A. Charmantier, D. H. Nussey & R. E. Ricklefs. 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology*, 22: 371-378.

- Morano, S., K. M. Stewart, J. S. Sedinger, C. A. Nicolai & M. Vavra. 2013. Life-history strategies of North American elk: trade-offs associated with reproduction and survival. *Journal of Mammalogy*, 94: 162-172.
- Mysterud, A. 2011. Selective harvesting of large mammals: how often does it result in directional selection? *Journal of Applied Ecology*, 48: 827-834.
- Mysterud, A. & E. Østbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27: 385-394.
- Mysterud, A., G. Steinheim, N. G. Yoccoz, Ø. Holand & N. C. Stenseth. 2002. Early onset of reproductive senescence in domestic sheep, *Ovis aries*. *Oikos*, 97: 177-183.
- Noble, M. S. & W. L. Hurley. 1999. Effects of secretion removal on bovine mammary gland function following an extended milk stasis. *Journal of Dairy Science*, 82: 1723-1730.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Donald, M. Fowlie & T. H. Clutton-Brock. 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters*, 9: 1342-1350.
- Nussey, D. H., L. E. B. Kruuk, A. Morris, M. N. Clements, J. M. Pemberton & T. H. Clutton-Brock. 2009. Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist*, 174: 342-357.
- Nussey, D. H., A. J. Wilson, A. Morris, J. M. Pemberton, T. H. Clutton-Brock & L. E. B. Kruuk. 2008. Testing for genetic trade-offs between early- and late-life reproduction in a wild red deer population. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 745-750.
- Panagakos, A., S. Hamel & S. D. Côté. 2017. Influence of early reproductive success on longevity and late reproductive success in an alpine ungulate. *The American Naturalist*, 189: 667-683.
- Parker, K. L., P. S. Barboza & M. P. Gillingham. 2009. Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23: 57-69.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1996. Foraging efficiency: energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 74: 442-450.
- Parker, K. L., M. P. Gillingham, T. A. Hanley & C. T. Robbins. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildlife Monographs*, 143: 1-48.
- Parker, K. L. & C. T. Robbins. 1985. Thermoregulation in ungulates. In: *Bioenergetics of wild herbivores* (Ed. by R. J. Hudson & R. G. White). Pp 161-182. CRC Press, Florida, USA.
- Parker, K. L., C. T. Robbins & T. A. Hanley. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *The Journal of Wildlife Management*, 48: 474-488.

- Partridge, L. & P. H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science*, 241: 1449-1455.
- Pekins, P. J., K. S. Smith & W. W. Mautz. 1998. The energy cost of gestation in white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1091-1097.
- Pelletier, F., M. Festa-Bianchet & J. T. Jorgenson. 2012. Data from selective harvests underestimate temporal trends in quantitative traits. *Biology Letters*, 8: 878-881.
- Pettorelli, N., S. D. Côté, A. Gingras, F. Potvin & J. Huot. 2007a. Aerial surveys vs hunting statistics to monitor deer density: the example of Anticosti Island, Québec, Canada. *Wildlife Biology*, 13: 321-327.
- Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2007b. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology*, 88: 381-390.
- Pettorelli, N., R. B. Weladji, Ø. Holand, A. Mysterud, H. Breie & N. C. Stenseth. 2005. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters*, 1: 24-26.
- Plard, F., N. G. Yoccoz, C. Bonenfant, F. Klein, C. Warnant & J.-M. Gaillard. 2015. Disentangling direct and growth-mediated influences on early survival: a mechanistic approach. *Journal of Animal Ecology*, 84: 1363-1372.
- Potvin, F., P. Beaulieu, A. Gingras & D. Pothier. 2000. Le cerf et les sapinières de l'Île d'Anticosti. *Direction de la faune et des habitats, Société de la Faune et des Parcs du Québec, Québec*. 35 p.
- Potvin, F., P. Beaulieu & G. Laprise. 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: a 150-year process. *Ecoscience*, 10: 487-495.
- Pyne, M. I., K. M. Byrne, K. A. Holfelder, L. McManus, M. Buhnerkempe, N. Burch, E. Childers, S. Hamilton, G. Schroeder & P. F. Doherty Jr. 2010. Survival and breeding transitions for a reintroduced bison population: a multistate approach. *The Journal of Wildlife Management*, 74: 1463-1471.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44: 257-267.
- Reznick, D. 1992. Measuring the costs of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 42-45.
- Richard, E., J.-M. Gaillard, S. Saïd, J.-L. Hamann & F. Klein. 2010. High red deer density depresses body mass of roe deer fawns. *Oecologia*, 163: 91-97.
- Rochette, B. & A. Gingras. 2007. Inventaire aérien du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti — Été 2006. *Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec*. 19 p.
- Roff, D. A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman & Hall, New York, USA.

- Roff, D. A., S. Mostoway & D. J. Fairbairn. 2002. The evolution of trade-offs: testing predictions on response to selection and environmental variation. *Evolution*, 56: 84-95.
- Rose, M. R. 1991. Evolutionary biology of aging. Oxford University Press, New York, USA.
- Sæther, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 143-149.
- Sand, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia*, 106: 212-220.
- Searle, K. R., M. B. Rice, C. R. Anderson, C. Bishop & N. T. Hobbs. 2015. Asynchronous vegetation phenology enhances winter body condition of a large mobile herbivore. *Oecologia*, 179: 377-391.
- Simard, M. A., S. D. Côté, R. B. Weladji & J. Huot. 2008. Feedback effects of chronic browsing on life-history traits of a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 77: 678-686.
- Simard, M. A., T. Coulson, A. Gingras & S. D. Côté. 2010. Influence of density and climate on population dynamics of a large herbivore under harsh environmental conditions. *The Journal of Wildlife Management*, 74: 1671-1685.
- Simard, M. A., C. Dussault, J. Huot & S. D. Côté. 2013. Is hunting an effective tool to control overabundant deer? A test using an experimental approach. *The Journal of Wildlife Management*, 77: 254-269.
- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille & S. D. Côté. 2014a. Influences of habitat composition, plant phenology, and population density on autumn indices of body condition in a northern white-tailed deer population. *Wildlife Monographs*, 187: 1-28.
- Simard, M. A., J. Huot, S. de Bellefeuille & S. D. Côté. 2014b. Linking conception and weaning success with environmental variation and female body condition in a northern ungulate. *Journal of Mammalogy*, 95: 311-327.
- Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. In: *Ecological concepts* (Ed. by J. M. Cherrett). Pp 197-242. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin & M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia*, 65: 266-268.
- Solberg, E. J., A. Loison, B.-E. Sæther & O. Strand. 2000. Age-specific harvest mortality in a Norwegian moose *Alces alces* population. *Wildlife Biology*, 6: 41-52.
- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Stewart, K. M., R. T. Bowyer, B. L. Dick, B. K. Johnson & J. G. Kie. 2005. Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia*, 143: 85-93.

- Taillon, J., V. Brodeur, M. Festa-Bianchet & S. D. Côté. 2011. Variation in body condition of migratory caribou at calving and weaning: which measures should we use? *Ecoscience*, 18: 295-303.
- Tavecchia, G., T. Coulson, B. J. T. Morgan, J. M. Pemberton, J. G. Pilkington, F. M. D. Gulland & T. H. Clutton-Brock. 2005. Predictors of reproductive cost in female soay sheep. *Journal of Animal Ecology*, 74: 201-213.
- Tremblay, J.-P., I. Thibault, C. Dussault, J. Huot & S. D. Côté. 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependent feedbacks. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1087-1096.
- Turchin, P. 2003. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Princeton University Press, New Jersey, USA.
- Tveraa, T., P. Fauchald, C. Henaug & N. G. Yoccoz. 2003. An examination of a compensatory relationship between food limitation and predation in semi-domestic reindeer. *Oecologia*, 137: 370-376.
- Van der Wal, R., N. Madan, S. van Lieshout, C. Dormann, R. Langvatn & S. D. Albon. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia*, 123: 108-115.
- Wairimu, S. & R. J. Hudson. 1993. Foraging dynamics of wapiti stags (*Cervus elaphus*) during compensatory growth. *Applied Animal Behaviour Science*, 36: 65-79.
- West-Eberhard, M. J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press, Oxford, UK.
- White, K. S., G. W. Pendleton & E. Hood. 2009. Effects of snow on sitka black-tailed deer browse availability and nutritional carrying capacity in Southeastern Alaska. *The Journal of Wildlife Management*, 73: 481-487.
- White, R. G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos*, 40: 377-384.
- Whitehouse, A. M. & A. J. Hall-Martin. 2000. Elephants in Addo Elephant National Park, South Africa: reconstruction of the population's history. *Oryx*, 34: 46-55.
- Williams, G. C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11: 398-411.
- Williams, G. C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

APPENDIX 1

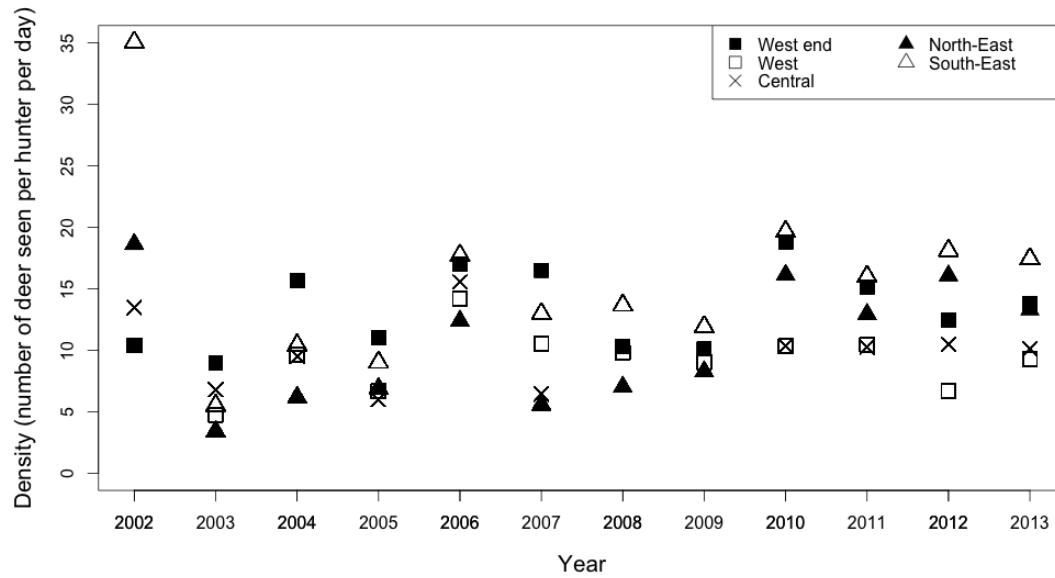


Figure A1.1. Annual and spatial variability in the number of white-tailed deer seen per hunter per day among the different study zones of Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Data from 2002–2006 are taken from Simard *et al.* (2014).

APPENDIX 2

Table A2.1. Details of the explanatory variables (type, name, abbreviation, minimum, maximum and mean) used to assess changes in the body condition parameters of adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013.

Type of variable	Explanatory variable	Abbr.	Min.	Max.	Mean
Individuals	Age of adult (years)	Age	2.5	18.5	5.9
	Date at harvest in autumn (1-96=1 Sept to 5 Dec)	Date	1	96	
	Lactation status	Lact	Lactating or non-lactating		
Density	Deer density (number of deer seen per hunter per day)	D	3.4	35.0	10.7
	Deer density the previous year	Dp	3.4	35.0	11.5
	Deer density the year of birth	Db	3.2	35.0	11.4
Environmental	Winter temperature (min. ; Jan-Mar)	Tw	-15.6	-6.7	-12.5
	Winter precipitation (Jan-Mar)	Pw	103.8	269.7	175.2
	Cumulative snow sinking depth (cm X day; Nov-May)	Sw	10.3	69.4	41.9
	NDVI* in spring (May)	Nsp	0.09	0.49	0.34
	Speed of NDVI green-up (May-June)	Gsp	-0.005	0.012	0.005

*NDVI = Normalized Difference Vegetation Index.

APPENDIX 3

Table A3.1. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [ΔAIC] values) explaining dressed body mass (DM; $n = 2718$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and ΔAIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.

Response variable and model	k	AIC	ΔAIC
First step: models 0–1 tested the null hypothesis			
Model 0. DM = intercept	4	16 389.70	351.13
Model 1. DM = Age + Date + Lact	7	16 038.57	0.00
Second step: models 2–8 tested the effect of adding density variables to the reference model			
Model 1. DM = Age + Date + Lact	7	16 038.57	37.46
Model 2. DM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{k-1} + Density ^{birth}	10	16 002.34	1.23
Model 3. DM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{k-1}	9	16 004.81	3.70
Model 4. DM = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{birth}	9	16 001.11	0.00
Model 5. DM = Age + Date + Lact + Density ^{k-1} + Density ^{birth}	9	16 036.53	35.42
Model 6. DM = Age + Date + Lact + Density ^t	8	16 003.53	2.42
Model 7. DM = Age + Date + Lact + Density ^{k-1}	8	16 039.97	38.86
Model 8. DM = Age + Date + Lact + Density ^{birth}	8	16 035.20	34.09
Third step: models 9–17 tested the effect of adding environmental variables to the reference model			
Model 1. DM = Age + Date + Lact	7	16 038.57	30.10
Model 9. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + NDVI	11	16 010.03	1.55
Model 10. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + NDVI	10	16 009.49	1.02
Model 11. DM = Age + Date + Lact + Snow_depth + NDVI	9	16 010.38	1.90
Model 12. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up	11	16 019.40	10.93
Model 13. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Green-up	10	16 018.64	10.17
Model 14. DM = Age + Date + Lact + Snow_depth + Green-up	9	16 018.39	9.92

Model 15. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth	10	16 043.78	35.31
Model 16. DM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec	9	16 042.49	34.01
Model 17. DM = Age + Date + Lact + Snow_depth	8	16 039.83	31.35
Model 18. DM = Age + Date + Lact + NDVI	8	16 008.47	0.00
Model 19. DM = Age + Date + Lact + Green-up	8	16 016.61	8.13

Final step: models 20–23 tested the effect of adding more than one interaction term to the new reference model

Model 20. DM = Age + Date + Lact + Density ^{birth} + NDVI	10	15 978.56	2.53
Model 21. DM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + NDVI + Density ^{birth} × NDVI	12	15 977.13	1.10
Model 22. DM = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{birth} + NDVI + Density^t × NDVI	11	15 976.03	0.00
Model 23. DM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + NDVI + Density ^{birth} × NDVI	11	15 979.08	3.05

Density^t = density during the year of harvest, Density^{t-1} = density during the previous year, Density^{birth} = density during the year of birth, Winter_T° = winter temperature, Winter_prec = winter precipitation, Snow_depth = cumulative snow sinking depth, and Green-up = rate of spring green-up.

Table A3.2. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [ΔAIC] values) explaining peroneus muscle mass (PM; $n = 2721$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and ΔAIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.

Response variable and model	k	AIC	ΔAIC
First step: models 0–1 tested the null hypothesis			
Model 0. PM = intercept	4	21 391.66	60.06
Model 1. PM = Age + Date + Lact	7	21 331.60	0.00
Second step: models 2–8 tested the effect of adding density variables to the reference model			
Model 1. PM = Age + Date + Lact	7	21 331.60	20.93
Model 2. PM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{k-1} + Density ^{birth}	10	21 312.68	2.01
Model 3. PM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{k-1}	9	21 312.83	2.15
Model 4. PM = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{birth}	9	21 310.68	0.00
Model 5. PM = Age + Date + Lact + Density ^{k-1} + Density ^{birth}	9	21 332.77	22.09
Model 6. PM = Age + Date + Lact + Density ^t	8	21 310.83	0.15
Model 7. PM = Age + Date + Lact + Density ^{k-1}	8	21 333.55	22.88
Model 8. PM = Age + Date + Lact + Density ^{birth}	8	21 330.80	20.13
Third step: models 9–17 tested the effect of adding environmental variables to the reference model			
Model 1. PM = Age + Date + Lact	7	21 331.60	24.75
Model 9. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + NDVI	11	21 310.28	3.43
Model 10. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + NDVI	10	21 311.51	4.66
Model 11. PM = Age + Date + Lact + Snow_depth + NDVI	9	21 306.85	0.00
Model 12. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up	11	21 322.98	16.12
Model 13. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Green-up	10	21 323.87	17.02
Model 14. PM = Age + Date + Lact + Snow_depth + Green-up	9	21 319.23	12.38
Model 15. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth	10	21 333.93	27.07
Model 16. PM = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec	9	21 334.10	27.25

Model 17. PM = Age + Date + Lact + Snow_depth	8	21 330.23	23.37
Model 18. PM = Age + Date + Lact + NDVI	8	21 307.61	0.76
Model 19. PM = Age + Date + Lact + Green-up	8	21 320.06	13.21

Final step: models 20–23 tested the effect of adding more than one interaction term to the new reference model

Model 20. PM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + Snow_depth + NDVI	11	21 293.37	0.05
Model 21. PM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + Snow_depth + NDVI + Density ^t × Snow_depth + Density ^t × NDVI + Density ^{birth} × Snow_depth + Density ^{birth} × NDVI	15	21 297.01	3.69
Model 22. PM = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth} + NDVI + Density ^t × Snow_depth + Density ^t × NDVI	13	21 297.26	3.94
Model 23. PM = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{birth} + NDVI + Density^t × Snow_depth + Density^{birth} × Snow_depth + Density^{birth} × NDVI	13	21 293.32	0.00

Density^t = density during the year of harvest, Density^{t-1} = density during the previous year, Density^{birth} = density during the year of birth, Winter_T° = winter temperature, Winter_prec = winter precipitation, Snow_depth = cumulative snow sinking depth, and Green-up = rate of spring green-up.

Table A3.3. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike information criterion [Δ AIC] values) explaining rump fat thickness (RF; $n = 2715$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–23). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.

Response variable and model - Rump fat thickness (RF)	k	AIC	Δ AIC
First step: models 0–1 tested the null hypothesis			
Model 0. RF = intercept	4	7 242.94	682.65
Model 1. RF = Age + Date + Lact	7	6 560.29	0.00
Second step: models 2–8 tested the effect of adding density variables to the reference model			
Model 1. RF = Age + Date + Lact	7	6 560.29	46.31
Model 2. RF = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{t-1} + Density ^{birth}	10	6 514.89	0.92
Model 3. RF = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{t-1}	9	6 513.98	0.00
Model 4. RF = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{birth}	9	6 515.87	1.89
Model 5. RF = Age + Date + Lact + Density ^{t-1} + Density ^{birth}	9	6 560.02	46.04
Model 6. RF = Age + Date + Lact + Density ^t	8	6 514.89	0.92
Model 7. RF = Age + Date + Lact + Density ^{t-1}	8	6 559.75	45.77
Model 8. RF = Age + Date + Lact + Density ^{birth}	8	6 560.67	46.69
Third step: models 9–17 tested the effect of adding environmental variables to the reference model			
Model 1. RF = Age + Date + Lact	7	6 560.29	13.33
Model 9. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + NDVI	11	6 552.38	5.43
Model 10. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + NDVI	10	6 552.86	5.90
Model 11. RF = Age + Date + Lact + Snow_depth + NDVI	9	6 554.53	7.57
Model 12. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up	11	6 546.96	0.00
Model 13. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Green-up	10	6 547.41	0.46
Model 14. RF = Age + Date + Lact + Snow_depth + Green-up	9	6 549.92	2.96
Model 15. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth	10	6 559.71	12.75
Model 16. RF = Age + Date + Lact + Winter_T° + Winter_prec	9	6 559.71	12.76

Model 17. RF = Age + Date + Lact + Snow_depth	8	6 560.02	13.07
Model 18. RF = Age + Date + Lact + NDVI	8	6 554.46	7.50
Model 19. RF = Age + Date + Lact + Green-up	8	6 549.68	2.72

Final step: models 20–23 tested the effect of adding more than one interaction term to the new reference model

Model 20. RF = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{t-1} + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up	13	6 512.37	20.66
Model 21. RF = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{t-1} + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up + Density ^t × Winter_T° + Density ^t × Winter_prec + Density ^t × Snow_depth + Density ^t × Green-up + Density ^{t-1} × Winter_T° + Density ^{t-1} × Winter_prec + Density ^{t-1} × Snow_depth + Density ^{t-1} × Green-up	21	6 497.32	5.60
Model 22. RF = Age + Date + Lact + Density^t + Density^{t-1} + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up + Density^t × Winter_T° + Density^t × Winter_prec + Density^t × Snow_depth + Density^t × Green-up	17	6 491.71	0.00
Model 23. RF = Age + Date + Lact + Density ^t + Density ^{t-1} + Winter_T° + Winter_prec + Snow_depth + Green-up + Density ^{t-1} × Winter_T° + Density ^{t-1} × Winter_prec + Density ^{t-1} × Snow_depth + Density ^{t-1} × Green-up	17	6 509.97	18.26

Density^t = density during the year of harvest, Density^{t-1} = density during the previous year, Density^{birth} = density during the year of birth, Winter_T° = winter temperature, Winter_prec = winter precipitation, Snow_depth = cumulative snow sinking depth, and Green-up = rate of spring green-up.

APPENDIX 4

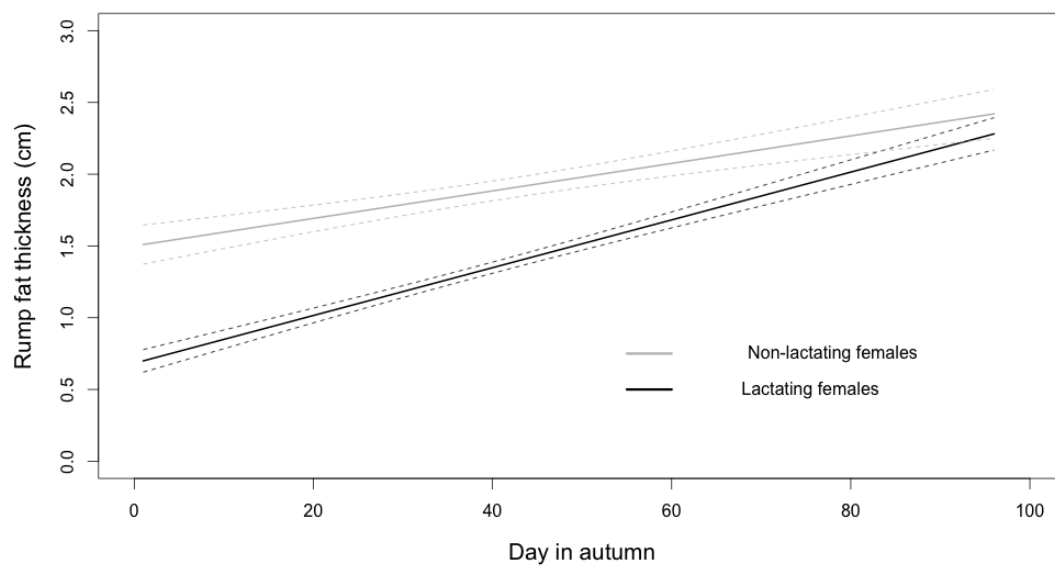


Figure A4.1. Variation ($\pm$ SE in dotted lines) in predicted values of rump fat thickness for non-lactating ($n = 847$) and lactating ($n = 1868$) adult female white-tailed deer during autumn on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002–2013. Dates in autumn ranged from 1 September to 5 December.

APPENDIX 5

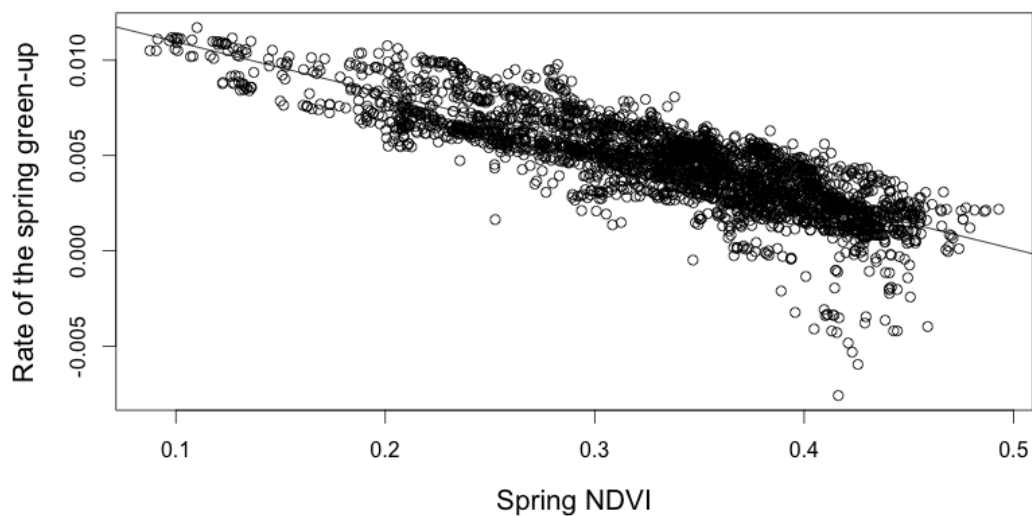


Figure A5.1. Variation in the rate of the spring green-up [slope of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) between 1 May and 21 June] in relation to spring NDVI on Anticosti Island (Québec, Canada) between 2002 and 2013. Adjusted R-squared = 0.69.



APPENDIX 6

Table A6.1. Sample size of females measured and pairs of ovaries collected on harvested female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014).

Year	Females measured	Pairs of ovaries
2002	185	92
2003	331	228
2004	351	253
2005	333	195
2006	169	80
2007	196	55
2008	252	88
2009	234	47
2010	247	51
2011	235	35
2012	282	42
2013	292	43
2014	392	87
Total	3499	1296

APPENDIX 7

Table A7.1. Details of the explanatory variables (type, name, abbreviation, minimum, maximum and mean) used to assess changes in reproductive effort and post-reproductive body condition of adult female white-tailed deer on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014).

Type of variable	Explanatory variable	Abbr.	Min.	Max.	Mean
Individuals	Age at conception (years)	Age	1.5	17.5	5.0
	Date at harvest in autumn (2-96 = 2 Sept to 5 Dec)	Date	2	96	
	Lactation status	Lact	Lactating or non-lactating		
Density	Deer density at conception (number of deer seen per hunter per day)	Density ^{t-1}	3.42	35.03	11.42
	Deer density during the year of birth	Density ^{birth}	3.22	35.03	11.73
Environmental	Cumulative snow sinking depth during the spring preceding conception (cm X day; Mar-May)	Snow ^{spring}	3.97	38.71	25.14
	Cumulative compact snow during the autumn of conception (cm; Nov-Dec)	Snow ^{autumn}	0.00	2.31	0.72
	NDVI* during the spring (May) the year of birth	NDVI ^{birth}	0.09	0.46	0.32
	Rate of the spring green-up (May-June) preceding conception	Green-up ^{t-1}	-0.005	0.01	0.005
	Rate of the spring green-up (May-June) the year of birth	Green-up ^{birth}	-0.004	0.01	0.005

*NDVI = Normalized Difference Vegetation Index.

APPENDIX 8

Table A8.1. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike Information Criterion [ΔAIC] values) explaining litter size at conception (LS; $n = 1089$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 2) and improves it through hierarchical steps (Models 3–28). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and ΔAIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.

Response variable and model - Litter size (LS)	k	AIC	ΔAIC
First step: models 0-2 tested the null hypothesis			
Model 0. LS = intercept	3	2 560.84	39.30
Model 1. LS = Age	4	2 532.35	10.81
Model 2. LS = Age + Age²	5	2 521.54	0.00
Second step: models 3-5 tested the effect of adding density variables to the reference model			
Model 2. LS = Age + Age ²	5	2 521.54	4.23
Model 3. LS = Age + Age² + Density^{t-1} + Density^{birth}	7	2 517.31	0.00
Model 4. LS = Age + Age ² + Density ^{t-1}	6	2 518.60	1.29
Model 5. LS = Age + Age ² + Density ^{birth}	6	2 520.87	3.56
Third step: models 6-24 tested the effect of adding environmental variables to the reference model			
Model 2. LS = Age + Age ²	5	2 521.54	1.26
Model 6. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + NDV ^{birth}	8	2 521.05	0.77
Model 7. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + NDV ^{birth}	7	2 520.88	0.60
Model 8. LS = Age + Age ² + Snow ^{autumn} + NDV ^{birth}	7	2 521.82	1.54
Model 9. LS = Age + Age ² + NDV ^{birth}	6	2 522.22	1.94
Model 10. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	9	2 523.96	3.68
Model 11. LS = Age + Age ² + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	8	2 524.43	4.15
Model 12. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	8	2 523.18	2.90
Model 13. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1}	8	2 522.50	2.22
Model 14. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth}	8	2 521.93	1.65
Model 15. LS = Age + Age ² + Green-up + Green-up ^{birth}	7	2 524.11	3.83
Model 16. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Green-up ^{t-1}	7	2 522.22	1.94

Model 17. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Green-up ^{birth}	7	2 521.54	1.26
Model 18. LS = Age + Age ² + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1}	7	2 523.21	2.94
Model 19. LS = Age + Age ² + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth}	7	2 522.42	2.14
Model 20. LS = Age + Age ² + Green-up ^{t-1}	6	2 523.45	3.17
Model 21. LS = Age + Age ² + Green-up ^{birth}	6	2 522.64	2.36
Model 22. LS = Age + Age ² + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn}	7	2 520.58	0.30
Model 23. LS = Age + Age² + Snow^{spring}	6	2 520.28	0.00
Model 24. LS = Age + Age ² + Snow ^{autumn}	6	2 521.23	0.95
Final step: models 26-28 tested the effect of adding more than one interaction terms to the new reference model			
Model 25. LS = Age + Age² + Density^{t-1} + Density^{birth} + Snow^{spring}	8	2517.18	0.00
Model 26. LS = Age + Age ² + Density ^{t-1} + Density ^{birth} + Snow ^{spring} + Density ^{birth} × Snow ^{spring}	10	2 519.79	2.61
Model 27. LS = Age + Age ² + Density ^{t-1} + Density ^{birth} + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Density ^{t-1} × Snow ^{spring}	9	2 518.97	1.79
Model 28. LS = Age + Age ² + Density ^{t-1} + Density ^{birth} + Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Density ^{birth} × Snow ^{spring}	9	2 517.82	0.64

Table A8.2. Hierarchical procedure used for the selection of the most parsimonious model (based on delta Akaike Information Criterion [Δ AIC] values) explaining age at first conception (AF; $n = 248$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). Model selection was based on the procedure of Hosmer and Lemeshow (2000), which starts from a reference model (Model 1) and improves it through hierarchical steps (Models 2–27). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k), Akaike's Information Criterion (AIC) and Δ AIC values are presented. Selected models for every step are presented in bold.

Response variable and model - Age at first reproduction (AF)	k	AIC	Δ AIC
First step: models 1–4 tested the effect of adding density variables to the reference model			
Model 1. AF = intercept	3	826.38	2.20
Model 2. AF = Density ^{t-1} + Density ^{birth}	5	826.26	2.08
Model 3. AF = Density^{t-1}	4	824.17	0.00
Model 4. AF = Density ^{birth}	4	828.40	4.23
Second step: models 5–23 tested the effect of adding environmental variables to the reference model			
Model 1. AF = intercept	3	826.38	19.34
Model 5. AF = Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + NDVI ^{birth}	6	809.23	2.18
Model 6. AF = Snow ^{spring} + NDVI ^{birth}	5	813.34	6.29
Model 7. AF = Snow ^{autumn} + NDVI ^{birth}	5	807.82	0.78
Model 8. AF = NDVI ^{birth}	4	811.25	4.21
Model 9. AF = Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	7	810.43	3.39
Model 10. AF = Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	6	809.05	2.01
Model 11. AF = Snow ^{spring} + Green-up ^{t-1} + Green-up ^{birth}	6	814.35	7.31
Model 12. AF = Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1}	6	809.09	2.04
Model 13. AF = Snow ^{spring} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth}	6	808.42	1.38
Model 14. AF = Green-up + Green-up ^{birth}	5	812.24	5.20
Model 15. AF = Snow ^{spring} + Green-up ^{t-1}	5	813.28	6.24
Model 16. AF = Snow ^{spring} + Green-up ^{birth}	5	812.69	5.65
Model 17. AF = Snow ^{autumn} + Green-up ^{t-1}	5	807.69	0.65
Model 18. AF = Snow^{autumn} + Green-up^{birth}	5	807.04	0.00
Model 19. AF = Green-up ^{t-1}	4	811.20	4.15
Model 20. AF = Green-up ^{birth}	4	810.60	3.56

Model 21. AF = Snow ^{spring} + Snow ^{autumn}	5	824.34	17.30
Model 22. AF = Snow ^{spring}	4	828.44	21.40
Model 23. AF = Snow ^{autumn}	4	823.00	15.96
Final step: models 24-27 tested the effect of adding more than one interaction terms to the new reference model			
Model 24. AF = Density ^{t-1} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth}	6	808.89	1.42
Model 25. AF = Density ^{t-1} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth} + Density ^{t-1} × Snow ^{autumn} + Density ^{t-1} × Green-up ^{birth}	8	808.60	1.13
Model 26. AF = Density ^{t-1} + Snow ^{autumn} + Green-up ^{birth} + Density ^{t-1} × Snow ^{autumn}	7	809.66	2.19
Model 27. AF = Density^{t-1} + Snow^{autumn} + Green-up^{birth} + Density^{t-1} × Green-up^{birth}	7	807.47	0.00

APPENDIX 9

Table A9.1. All models explaining the variation of post-reproductive body condition parameters (dressed body mass, $n = 1061$; peroneus muscle mass, $n = 1073$; rump fat thickness, $n = 1071$) of adult female white-tailed deer harvested on Anticosti Island (Québec, Canada; 2002–2014). All models included the random term year $\times$ zone. The number of parameters (k) is presented.

Response variable and models	<i>k</i>
Dressed mass	
DM = Age + Date + LS + Lact + LS*Lact	8
Peroneus muscle mass	
PM = Age + Date + LS + Lact + LS*Lact	8
Rump fat	
RF = Age + Date + LS + Lact + LS*Lact	8

LS = litter size at conception and Lact = lactation status.

APPENDIX 10

Table A10.1. Sample sizes of female white-tailed deer and average litter size at conception for 1089 females of different ages on Anticosti Island (Québec, Canada).

Age of females (years)	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	7.5	8.5	9.5	10.5	11.5	12.5	13.5	14.5	15.5	16.5	17.5
Number of females	171	145	159	152	111	85	89	57	46	21	27	12	9	2	1	0	2
Mean litter size at conception	0.7	0.9	1.1	1.3	1.2	1.2	1.3	1.4	1.5	1.3	1.3	1.7	1.3	1.5	2.0	NA	0.5