

LA DENSITÉ DE POPULATION ET LE CLIMAT: EFFETS SUR LE DIMORPHISME  
SEXUEL, LA MASSE CORPORELLE ET LES CHANGEMENTS SAISONNIERS DE  
MASSE DU MOUFLON D'AMÉRIQUE (*OVIS CANADENSIS*)

par

Mylène LeBlanc

Mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, avril 2001



National Library  
of Canada

Acquisitions and  
Bibliographic Services

395 Wellington Street  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

Bibliothèque nationale  
du Canada

Acquisitions et  
services bibliographiques

395, rue Wellington  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

*Your file Votre référence*

*Our file Notre référence*

The author has granted a non-exclusive licence allowing the National Library of Canada to reproduce, loan, distribute or sell copies of this thesis in microform, paper or electronic formats.

The author retains ownership of the copyright in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque nationale du Canada de reproduire, prêter, distribuer ou vendre des copies de cette thèse sous la forme de microfiche/film, de reproduction sur papier ou sur format électronique.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur qui protège cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

0-612-74443-4

Le 1 mai 2001, le jury suivant a accepté ce mémoire dans sa version finale.  
date

Président-rapporteur: M. John William Shipley  
Département de biologie \_\_\_\_\_

Membre: M. Jean-Marie Bergeron  
Département de biologie \_\_\_\_\_

Membre: M. Marco Festa-Bianchet  
Département de biologie \_\_\_\_\_

## SOMMAIRE

La masse corporelle individuelle fait partie intégrante de la valeur sélective des animaux. L'étude des variations en masse et des facteurs régulant ces variations est fondamentale tant du point de vue de l'écologie et de l'évolution que du point de vue des gestionnaires de la faune pour qui une meilleure compréhension de la dynamique des populations et des stratégies reproductrices des animaux sauvages est indispensable. Les objectifs de mon étude étaient donc d'examiner comment des facteurs extrinsèques à l'individu tels que la densité de population et le climat peuvent affecter la masse corporelle individuelle et les changements en masse des différentes classes de sexe et d'âge d'un ongulé de montagne, le mouflon d'Amérique.

L'étude a été réalisée à partir de la base de données à long terme de la population de Ram Mountain, Alberta. Le suivi à long terme de cette population a permis de recueillir des données sur la masse corporelle des individus ainsi que sur les variations saisonnières de masse s'échelonnant sur plus d'une vingtaine d'années. Dans le but de simuler une chasse sportive des femelles mouflons, environ 30% des femelles adultes ont été retirées chaque année entre 1972 et 1981. Suite à l'arrêt des manipulations expérimentales de la densité, le nombre de brebis adultes a augmenté jusqu'à 104 en 1992 pour ensuite diminuer jusqu'à 73 en 1996.

Le premier but de cette étude était de tester l'hypothèse présumant que l'augmentation de la taille de la population a un effet négatif sur la croissance et la masse corporelle et que ces effets sont différents pour les mâles et les femelles. Les analyses ont démontré que l'augmentation de la densité de population a eu un effet négatif à vie chez les mâles, alors que les femelles adultes ont démontré une croissance compensatoire après l'âge de deux ans. Le dimorphisme sexuel des mouflons, c'est-à-dire la différence de masse entre les mâles et les femelles, a diminué avec l'augmentation de la densité, principalement en raison d'un rapprochement de la masse des mâles vers celle des femelles. Ces différences de réactivité

s'expliqueraient par une différence dans la plasticité de l'allocation des ressources vers la reproduction ou vers la croissance de la part des mâles et des femelles.

Le deuxième but de mon travail consistait à vérifier les effets d'un deuxième facteur susceptible d'avoir un effet important sur la masse et ses variations : le climat. Les interactions entre le climat et la densité de population ont également été testées. Les résultats démontrent principalement qu'une meilleure qualité de l'habitat en été, influencée en partie par les précipitations et la température au printemps, a un effet bénéfique sur le gain de masse des agneaux et des femelles adultes. Cependant, les conditions climatiques en été pourraient agir davantage sur les coûts reliés à la thermorégulation chez les jeunes de un an et les mâles adultes. Un effet positif de la température hivernale et un effet négatif des précipitations de neige sur la perte de masse en hiver pour toutes les classes d'âge ont également été démontrés. La masse corporelle des agneaux et des jeunes de un an a été affectée par les mauvaises conditions climatiques pendant la fin de la gestation et la lactation. Cet effet s'est limité aux jeunes puisque aucun effet à long terme n'a pu être observé chez les adultes. Aucune interaction entre le climat et la densité de population et entre le climat et le sexe des individus n'a été détectée, ce qui suggère que les conditions climatiques n'ont pas plus d'effet à haute qu'à basse densité et que l'effet du climat ne varie pas selon le sexe. Ces résultats suggèrent que la masse corporelle et les gains et pertes de masse peuvent varier selon l'intensité des conditions climatiques, même si l'effet trouvé dans cette étude est demeuré relativement faible. Alors que des effets directs sur la locomotion, la thermorégulation et la phénologie des plantes peuvent survenir, des effets indirects sur la condition de la mère pendant la gestation et la lactation peuvent également influencer les patrons de croissance des jeunes, indépendamment de la densité de population.

## REMERCIEMENTS

J'aimerais d'abord et avant tout remercier mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet, pour son aide, sa disponibilité, ses conseils judicieux et sa confiance tout au long de mon projet de maîtrise. Je remercie également les membres de mon comité scientifique, Jean-Marie Bergeron et John W. Shipley, pour leurs suggestions et recommandations ainsi que pour leur intérêt dans ma recherche. Je tiens également à exprimer ma gratitude à Jon T. Jorgenson pour le support technique et monétaire pendant mes deux saisons de terrain et pour m'avoir permis d'utiliser la banque de données à long terme de la population de Ram Mountain recueillie entre 1972 et 1998.

Je tiens également à exprimer ma reconnaissance aux nombreux organismes qui ont contribué, de près ou de loin, à la réalisation de mon étude : le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada, le Fonds pour la Formation de Chercheurs et Aide à la Recherche du Québec, « Alberta Natural Resources Service », « Alberta Conservation Association », « Foundation for North American Wild Sheep », « Challenge Grant in Biodiversity Program » ainsi que l'Université de Sherbrooke.

Plusieurs volontaires, étudiants et assistants de terrain ont participé à la cueillette des données qui ont été nécessaires à mon projet de recherche. Je les remercie tous du fond du cœur, particulièrement Bruno Gallant, Yannick Gendreau, Alejandro Gonzalez et Denis Réale, mes compagnons de terrain des « Ram Mountain Crew » 1997 et 1998. Leur bonne humeur, leur enthousiasme et leur sens de l'humour inépuisables ont rendu mes deux étés à Ram Mountain des plus agréables. J'aimerais également remercier les employés de Alberta Natural Resources Service à Rocky Mountain House, pour leur accueil, leurs sourires et leur aide dans la réalisation du travail de terrain à Ram Mountain. Merci à tous les membres du laboratoire d'écologie spécialement Nathalie Huntley et Nathalie Pelletier pour leur support moral et leur amitié. Finalement, je tiens à remercier ma famille pour leur soutien et leurs encouragements face à tous les projets que j'entreprends, et Claude Vallée pour son intérêt dans mes travaux, son appui et son amitié.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	ii
REMERCIEMENTS .....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	ix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
I.1 CONTEXTE SCIENTIFIQUE DE L'ÉTUDE.....	1
I.2 LA MASSE CORPORELLE EN TANT QU'INDICE DE CONDITION PHYSIQUE .....	2
I.3 IMPORTANCE DE LA MASSE CORPORELLE .....	4
I.3.1 Niveau individuel.....	4
I.3.1.1 Survie et longévité.....	4
I.3.1.2 Reproduction.....	6
I.3.2 Niveau de la population : dynamique des populations.....	8
I.4. VARIATIONS DE LA MASSE CORPORELLE .....	10
I.4.2 Facteurs intrinsèques.....	10
I.4.2.1 Variations saisonnières et annuelles.....	10
I.4.2.2 Âge.....	11
I.4.2.3 Développement précoce.....	12
I.4.2.5 Dimorphisme et ségrégation sexuels.....	14
I.4.3 Facteurs extrinsèques .....	16
I.4.3.1 Densité de population.....	16
I.4.3.2 Conditions climatiques.....	17
I.4.3.3 Les interactions densité-climat.....	20
I.5. OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.....	21
I.5.1 Objectif général.....	21
I.5.2 Objectifs spécifiques .....	21
I.6. MODÈLE D'ÉTUDE : LE MOUFLON D'AMÉRIQUE ET LA POPULATION DE RAM MOUNTAIN, ALBERTA .....	22
I.6.1 Le mouflon d'Amérique.....	22
I.6.2 L'aire d'étude de Ram Mountain .....	23
 CHAPITRE 1 EFFETS DE LA DENSITÉ DE POPULATION SUR LE DIMORPHISME SEXUEL DU MOUFLON D'AMÉRIQUE.....	 25
1.1 RÉSUMÉ DU PREMIER ARTICLE.....	25

1.2 SEXUAL DIMORPHISM IN BIGHORN SHEEP ( <i>OVIS CANADENSIS</i> ): EFFECTS OF POPULATION DENSITY .....	27
1.2.1 Introduction .....	30
1.2.2 Material and Methods.....	34
Study area and bighorn sheep population.....	34
Data analysis.....	37
1.2.3 Results .....	38
Population size and body mass.....	38
Number of ewes and sexual size dimorphism .....	39
Current population size and seasonal mass changes .....	40
1.2.4 Discussion.....	41
1.2.5 Acknowledgements .....	48
CHAPITRE 2 EFFETS DE LA DENSITÉ ET DU CLIMAT SUR LA MASSE CORPORELLE ET LES CHANGEMENTS SAISONNIERS DE MASSE DU MOUFLON D'AMÉRIQUE .....	58
2.1. RÉSUMÉ DU DEUXIÈME ARTICLE.....	58
2.2. EFFECT OF POPULATION DENSITY AND WEATHER ON BODY MASS AND SEASONAL MASS CHANGES OF BIGHORN SHEEP ( <i>OVIS CANADENSIS</i> ).....	60
2.2.1 Introduction .....	62
2.2.2 Material and Methods.....	64
Study area and bighorn sheep population.....	64
Weather data .....	66
Data analysis.....	67
2.2.3 Results .....	69
2.2.4 Discussion.....	71
2.2.5 Acknowledgements .....	77
CONCLUSION .....	82
BIBLIOGRAPHIE.....	87



## LISTE DES TABLEAUX

- 1.1 The linear relationship between the number of adult ewes (2 years of age and older) in the year of birth and body mass of male and female bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, 1974 to 1996. Regressions were performed for age classes between 0 and 7 years and for mass adjusted to the beginning (June 15 for lambs, June 5 for older sheep) and to the end (September 15) of summer.  $n$  is the number of individuals..... 49
- 1.2 ANCOVA comparing the number of ewes in the year of birth and body mass adjusted to June 5 and September 15 for bighorn sheep aged between 0 and 7 years on Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. Body mass is the dependent variable, sex is a factor and number of ewes is a covariate.  $N$  is the total number of individuals, males and females, included in the analysis. Sex was coded 0 for females and 1 for males..... 50
- 1.3 Regression analysis of the number of adult ewes and sexual mass dimorphism (the percentage of mass by which males are larger than females) calculated between 1974 and 1996 for bighorn sheep aged from 0 to 7 years old at Ram Mountain, Alberta.  $n$  is the number of cohorts included in the analysis..... 52
- 1.4 Partial correlation between seasonal and yearly mass changes of bighorn sheep and the number of ewes in the current year, controlling for individual body mass in June for yearly and summer gain and for body mass in September for winter loss. For males older than 3 years old, the number of males in the population was used as a measure of population size. The

	results of tests comparing correlation coefficients are represented by the probability $p_c$ for cases when at least one correlation coefficient was significant. The negative relationships between winter loss and current population size represent increasing mass loss during high density years.....	53
2.1	Multiple regression analyses of the effects of sex, number of adult ewes in the year of birth, and winter and spring weather before birth on body mass of bighorn lambs, yearlings, adult males (2 to 3 years of age) and adult females (2 to 6 years of age) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 1974 to 1996. Temp.: temperature; Prec.: precipitation. Table only reports variables with significant effects, but all variables and most of their interactions were tested for all the sex-age classes.....	78
2.2	Multiple regression analyses of the effects of sex, number of adult ewes, and winter and spring weather in the current year on mass changes of bighorn lambs, yearlings, adult males (2 to 3 years of age) and adult females (2 to 6 years of age) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 1974 to 1996. Temp.: temperature; Prec.: precipitation. Table only reports variables with significant effects, but all variables and most of their interactions were tested for all the sex-age classes. Mass changes are adjusted for variation in initial body mass (see text for explanation).....	80

## LISTE DES FIGURES

- 1.1 Number of bighorn sheep ewes 2 years of age and older and rams 3 years of age and older on Ram Mountain, Alberta, Canada from 1974 to 1996..... 54
- 1.2 Relationship between the number of adult bighorn ewes in the year of birth and body mass of males (open triangles) and females (closed circles) at Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. a) 2-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.16x + 50.44$ , males:  $y = -0.17x + 58.12$ . b) 2-year-olds, mass adjusted to Sept. 15. Females:  $y = -0.14x + 65.65$ , males:  $y = -0.29x + 85.31$ . c) 3-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.05x + 51.68$ , males:  $y = -0.24x + 77.13$ . d) 4-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.02 + 54.01$ , males:  $y = -0.29x + 90.42$ ..... 55
- 1.3 Relationship between sexual mass dimorphism (the percentage of mass by which males are larger than females) and the number of adult bighorn ewes at birth at Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. n indicates the number of cohorts. a) 2-year-olds, mass adjusted to June 15,  $n = 18$ . b) 4-year-olds, mass adjusted to Sept. 15,  $n = 15$ ..... 57

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

La masse corporelle, en raison de ses effets importants sur la survie et la reproduction, est une caractéristique importante des animaux sauvages. L'étude des variations en masse et des facteurs régulant ces variations est donc fondamentale pour avoir une meilleure compréhension de la dynamique des populations de grands mammifères et des stratégies reproductrices des animaux. L'introduction générale de mon mémoire sera consacrée aux contextes scientifiques et théoriques ayant mené à la réalisation de mon étude. L'importance de la masse corporelle au niveau individuel sera premièrement abordée. Ensuite, l'analyse s'établira au niveau de la population en insistant sur les effets de la masse corporelle dans la dynamique des populations. Je présenterai ensuite comment des facteurs intrinsèques à l'individu tels que le sexe et l'âge peuvent faire varier la masse corporelle. Finalement, j'expliquerai comment la densité de population et le climat ainsi que leur interaction influencent la croissance individuelle. Je terminerai avec la description des objectifs généraux et spécifiques de ma recherche, la présentation de mon modèle d'étude, le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*) et la description des nombreux avantages de l'aire d'étude de Ram Mountain, Alberta.

### I.1 Contexte scientifique de l'étude

Mon étude s'inscrit dans une longue série de travaux de recherche utilisant la méthode du suivi individuel pour mieux comprendre les fluctuations naturelles des populations et les stratégies reproductrices des animaux (Bérubé et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 1994; Jorgenson et al., 1993a). Grâce à la disponibilité de mesures répétées de la masse individuelle sur une période de 28 années, plusieurs études mettant en relation la masse corporelle avec la survie, le succès reproducteur et la longévité ont déjà été réalisées grâce à la banque de données à long terme de la population de mouflon d'Amérique de Ram Mountain, Alberta (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998; Festa-Bianchet et al., 1997; Festa-Bianchet et al., 2000). Dans le contexte où la densité de population dans l'aire d'étude a été manipulée expérimentalement et a subi une variation importante pendant les 28 années de l'étude,

d'autres recherches ont eu pour but de mesurer les effets de la densité de population sur la survie et la reproduction (Jorgenson et al., 1997; L'Heureux et al., 1995; Portier et al., 1998). Cependant, aucune étude n'avait encore permis de faire l'analyse complète des effets des variations de densité sur la croissance individuelle alors que les effets du climat n'avaient été que très brièvement étudiés (Portier et al., 1998). Comme le soulignaient Sauer et Boyce (1983), la recherche dans le domaine de la dynamique des populations n'est souvent pas limitée par un manque de théories ou de modèles à tester mais plutôt par la disponibilité des données. L'utilisation de séries de données récoltées sur une même population pendant plusieurs années s'avère indispensable pour mieux comprendre 1) les effets à long terme des variations de masse sur l'individu et la population et 2) les effets des conditions environnementales sur la croissance individuelle et la dynamique des populations. Ce type d'étude est particulièrement important puisque la masse corporelle et ses variations saisonnières jouent un rôle fondamental pour la « fitness » individuelle et pour la dynamique des populations de grands mammifères. Ma recherche combine donc l'unique opportunité présentée par la banque de données à long terme de l'étude de la population de Ram Mountain avec de nouvelles avancées scientifiques dans le domaine de la dynamique des populations de grands mammifères pour étudier les effets de la densité et du climat sur la croissance individuelle.

## I.2 La masse corporelle en tant qu'indice de condition physique

La condition physique est un paramètre important de la valeur sélective des individus d'une population. Elle se réfère principalement à la quantité des réserves métaboliques d'un individu (ou adipeuses) par rapport à ses besoins énergétiques (ou sa masse corporelle totale) (Newton, 1993). Puisque les animaux des milieux tempérés font face à des conditions environnementales souvent difficiles, à une courte saison de croissance et à une longue période où les ressources alimentaires sont limitantes, les réserves de gras corporel accumulées pendant l'été sont d'une importance capitale pour assurer la survie individuelle et la reproduction. Par exemple, la condition corporelle peut influencer l'ovulation des femelles (Leader-Williams et Rosser, 1983), leur capacité de concevoir (Boyd, 1984) et la masse de

leurs jeunes (Iverson et al., 1993). Bien qu'il n'existe pas qu'un seul paramètre capable de prédire la condition corporelle d'un individu (Sams et al., 1998), certaines études ont démontré qu'il y avait une relation entre la masse corporelle et les réserves adipeuses chez les grands mammifères (Rumpler et al., 1987; Ryg et al., 1990). Hudson et White (1985) soutiennent également qu'en tenant compte de l'âge ou de l'histoire nutritionnelle, il y a une tendance pour les individus d'une même masse à avoir une composition corporelle similaire et donc une condition physique semblable. Cependant, cette relation demeure contestée et certains auteurs soutiennent que la masse corporelle n'est pas très sensible aux changements subtils de l'état de santé et ne reflète pas adéquatement les déficiences nutritives (Sams et al., 1998). Une grande masse pourrait aussi bien se traduire par des réserves importantes de gras que par une grande quantité de muscles ou une plus grande masse du squelette : il est donc facile de concevoir que la composition corporelle d'un individu change alors que sa masse demeure la même. Mais plusieurs études ont révélé que les variations annuelles de la masse corporelle étaient principalement dues à des variations des réserves de gras (Leader-Williams, 1988; Mitchell et al., 1976). Chez les veaux du renne (*Rangifer tarandus*) par exemple, les femelles les plus grosses étaient celles ayant le plus de réserves corporelles à la fin de l'hiver mais la condition des mâles ne dépendait pas de la taille (Kojola et Helle, 1996). La quantité de gras dans la moelle du fémur augmentait avec la masse corporelle des veaux de l'orignal (*Alces alces*) mais la relation changeait avec les années (Saether et Gravem, 1988). Pour les femelles adultes du mouflon d'Amérique, les variations en masse d'une année à l'autre étaient probablement dues à des différences dans les taux de gras et de tissu musculaire et donc à des changements dans la condition corporelle (Festa-Bianchet et al., 1998).

Pour les fins de mon étude, la masse corporelle individuelle sera utilisée comme mesure de la condition physique et comme un indice de la capacité des animaux à réagir aux changements de leur environnement. La condition physique peut être déterminée par plusieurs autres indices tels que la quantité de gras de la moelle du fémur ou autour des reins (Choquenot, 1991; Testa et Adams, 1998), la masse de certains organes ou par histopathologie (Leader-Williams et Ricketts, 1982; Sams et al., 1998; Verme et Ozoga, 1980) ainsi que par la taille de certaines structures telles que les bois (Leader-Williams et Ricketts, 1982; Sams et al., 1998).

Cependant, ces techniques comportent toutes des avantages ainsi que des inconvénients et ne s'avèrent pas nécessairement de meilleurs indicateurs de condition physique que la masse corporelle, surtout lorsqu'il est question d'obtenir un indice valable pour des animaux vivants.

### I.3 Importance de la masse corporelle

La masse corporelle et les patrons de croissance des individus reflètent leur adaptation à l'environnement auquel ils font face. Les différentes pressions de sélection ont mené à de grandes différences inter- et intraspécifique de masse ainsi qu'à des patrons de croissance divergents selon l'espèce, l'âge, le sexe et le statut reproducteur des individus. La masse corporelle a des effets importants sur la survie et la reproduction. Elle fait partie intégrante de la valeur sélective des individus, une grande masse étant généralement reliée à une meilleure survie et à une meilleure reproduction (Clutton-Brock et al., 1982). Une grande partie des variations interannuelles des taux de survie et de recrutement dans les populations est intimement reliée à la condition physique des individus, elle-même reliée à la masse corporelle (Hudson et White, 1985). La masse corporelle, en plus d'être un indice de la valeur des individus, devient donc un paramètre de première importance dans l'étude de la dynamique des populations.

#### I.3.1 Niveau individuel

##### I.3.1.1 Survie et longévité

L'identification des facteurs qui causent des variations dans les taux de survie et/ou qui affectent la longévité est importante tant du point de vue de l'aménagement de la faune que d'un point de vue évolutif. Les variations dans la survie des animaux de différentes classes de sexe et d'âge peuvent causer des variations importantes dans la taille et la composition des différentes cohortes composant une population et jouent également un rôle important dans l'évolution des stratégies d'histoire de vie (Stearns, 1992). Les individus d'une même espèce en bonne condition physique ou qui ont une masse corporelle élevée ont généralement des

taux de survie plus élevés que ceux en mauvaise condition (Clutton-Brock et al., 1982; Crête et Huot, 1993; Owen-Smith, 1990). Les effets de la masse corporelle sur la survie sont particulièrement élevés chez les juvéniles. Chez plusieurs espèces d'ongulés, une petite masse à la naissance augmente les risques de mortalité (Clutton-Brock et al., 1987b; Clutton-Brock et al., 1992; White et al., 1987). Alors qu'une petite masse pourrait exposer l'animal à de l'hypothermie, une grande taille aurait le double avantage de diminuer le ratio surface/volume et d'augmenter le stockage total des nutriments (Hudson et White, 1985). Les plus petits individus seraient également plus susceptibles d'être les victimes d'un prédateur (Clutton-Brock et Albon, 1989).

Plusieurs études démontrent cette relation étroite entre la survie et la masse corporelle. Chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), la survie estivale et hivernale des veaux des deux sexes augmente avec la masse corporelle (Clutton-Brock et al., 1982; Clutton-Brock et al., 1987b; Loison et al., 1998). Chez les faons des antilopes d'Amérique (*Antilocapra americana*), la masse pourrait être un facteur de survie jusqu'au sevrage mais seulement pour certaines années particulières (Fairbanks, 1993). Chez le chevreuil (*Capreolus capreolus*), la survie estivale des faons dépendait de la masse à la naissance et la survie hivernale dépendait de la masse au début de l'hiver (Gaillard et al., 1993a; Pélabon, 1997). La survie hivernale et la masse à la naissance de la cohorte étaient corrélées chez le wapiti (*Cervus elaphus*) (Smith et al., 1997) et la mortalité juvénile chez l'âne domestique (*Equus asinus*) était associée à une mauvaise condition physique et à une mauvaise croissance (Choquenot, 1991). Chez le mouflon d'Amérique, une grande masse à l'automne augmentait la survie hivernale des agneaux à haute densité de population et celle des jeunes de un an indépendamment de la densité (Festa-Bianchet et al., 1997).

La masse corporelle peut également affecter la survie adulte. Chez le mouflon d'Amérique, une grande masse à l'automne était reliée à une plus grande survie des femelles de 7 ans et plus alors qu'elle n'affectait pas celle des mâles adultes et des femelles de 3 à 6 ans (Festa-Bianchet et al., 1997). Bérubé et al. (1999) ont aussi démontré un effet positif de la masse sur la longévité des femelles du mouflon d'Amérique. La masse des adultes de 6 ans était



positivement corrélée à la longévité des individus. Gaillard et al. (2000) ont également démontré qu'une relation positive existait entre la masse des adultes et la probabilité d'atteindre un âge élevé chez les femelles du mouflon d'Amérique et du chevreuil européen.

### I.3.1.2 Reproduction

Les grands mammifères sont considérés comme des « capital breeders » car ils dépendent largement de leur niveau de réserves corporelles pour satisfaire les besoins énergétiques de la reproduction (Stearns, 1992). Chez ces animaux, la masse corporelle des femelles peut grandement affecter leur fertilité (Albon et al., 1983b; Berger, 1989; Skogland, 1985) ainsi que leur succès reproducteur (Carranza, 1996; Festa-Bianchet et al., 1998; Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998). La masse corporelle est également associée à l'âge de la maturité sexuelle (Gaillard et al., 1992; Green et Rothstein, 1991; Jorgenson et al., 1993a; Reimers et al., 1983).

Bourdon et Brinks (1982) soulignent qu'une mauvaise alimentation et la diminution en masse qui y est associée est un facteur majeur qui peut retarder ou même terminer la reproduction. Chez les femelles des otaries africaines (*Arctocephalus pusillus*), la mauvaise condition physique diminuait le succès d'élevage d'un jeune ainsi que les taux de gestation, ce qui s'expliquait principalement par une diminution du taux d'implantation des embryons et par une augmentation du nombre d'avortements (Guinet et al., 1998). Chez l'orignal, la condition physique à l'automne était positivement corrélée aux taux de gestation et de mise bas tandis qu'elle était négativement reliée aux taux de fausse couche et de mortalité néonatale (Testa et Adams, 1998). Un même patron a été retrouvé chez le caribou (*Rangifer tarandus*) (Cameron et al., 1993) et le cerf élaphe (Hamilton et Blaxter, 1980) où il y avait une grande relation entre la masse corporelle et les taux de mise bas.

Il semblerait également que la masse corporelle joue un grand rôle dans l'entrée en œstrus, les femelles en bonnes conditions ayant généralement plus de chances d'ovuler que celles en moins bonnes conditions (Reimers, 1983b). La fécondité serait donc étroitement reliée à la masse (Dobson et Murie, 1987; Mitchell et al., 1976) comme c'est le cas par exemple chez les

femelles du cerf élaphe (Albon et al., 1983b), du caribou et du renne (Crête et al., 1993) et du bison d'Amérique (*Bison bison*) (Green et Rothstein, 1991).

Chez un grand nombre d'espèces de mammifères, les femelles qui ont le meilleur potentiel de reproduction sont plus lourdes (Albon et al., 1983b; Cameron et al., 1993; Hamilton et Blaxter, 1980; Leader-Williams, 1988) ou plus grasses (Adamczewski et al., 1987; Thomas, 1982) que les autres. Chez le mouflon d'Amérique, les jeunes nées de mères de 2 et 3 ans avaient moins de chance de survivre que ceux nés de mères de 4 ans et plus, les réserves énergétiques des jeunes femelles étant probablement plus petites (Festa-Bianchet, 1988). Parce que le plus gros du développement du jeune se fait pendant la période pré- et postnatale immédiate, la demande nutritionnelle la plus grande survient vers la fin de la gestation et pendant la lactation (Hudson et White, 1985). La condition physique de la mère et la disponibilité de la nourriture pendant la gestation peuvent donc influencer la masse du jeune à la naissance en affectant les réserves corporelles de la mère (Thorne et al., 1976). La taille corporelle de la mère et sa capacité de transférer des ressources métaboliques au fœtus sont alors importantes puisqu'ils sont les principaux déterminants de la taille à la naissance.

Les femelles plus grosses sont généralement matures plus tôt (Green et Rothstein, 1991; Reimers, 1983b). Certaines études ont démontré que les femelles doivent atteindre un certain seuil de masse corporelle avant d'atteindre la maturité sexuelle (Clutton-Brock et al., 1982). Les jeunes femelles mouflons d'Amérique de Ram Mountain (Alberta), ont démontré un retardement de leur première reproduction avec l'augmentation du nombre de femelles adultes : l'âge à la primiparité est passé de 2-3 ans à 4 et même 5 ans (Gallant, 1999; Jorgenson et al., 1993a). La masse corporelle a également joué un rôle important dans le déclenchement de la reproduction chez les jeunes femelles du chevreuil (Gaillard et al., 1992) et de l'orignal (Saether et Heim, 1993).

Chez les espèces polygames où les mâles sont plus gros que les femelles, le succès reproducteur des mâles est généralement relié à leurs habiletés de combat, elles-mêmes dépendantes de leur force physique, de la taille de leurs cornes ou bois et de leur taille

corporelle (Geist, 1971; Packer, 1979a,b). La sélection sexuelle chez les mâles favorise donc une plus grande taille et une plus grande masse corporelle ainsi que des taux de croissance élevés (Clutton-Brock et al., 1982; Darwin, 1871; Ralls, 1976; Reiss, 1989; Stamps, 1993).

Les variations de la masse corporelle et, d'une façon indirecte, les facteurs qui causent ces variations, sont intimement liés à la reproduction des espèces de grands mammifères. La masse corporelle apparaît donc comme un facteur clé dans la compréhension des stratégies d'adaptations vitales et des stratégies de reproduction adoptées par les espèces au cours de l'évolution.

### I.3.2 Niveau de la population : dynamique des populations

La connaissance des facteurs qui expliquent les variations dans la taille des populations est un sujet fondamental en écologie des populations, en aménagement de la faune, en conservation ainsi qu'en écologie évolutive. La survie juvénile est le paramètre démographique qui varie le plus annuellement (Gaillard et al., 1998b) et qui, selon Choquenot (1991), serait le facteur démographique primaire régulant l'abondance des populations de grands mammifères. Parce que la taille et la masse corporelle au début de la vie influencent en partie la taille adulte (Clutton-Brock et al., 1982; Festa-Bianchet et al., 2000), l'âge de la maturité (Jorgenson et al., 1993a; Langvatn et al., 1996), le succès reproducteur (Festa-Bianchet et al., 2000) et la longévité (Bérubé et al., 1999), les événements qui affectent la masse corporelle et les patrons de croissance des jeunes ont un effet important en dynamique des populations. Au contraire des effets génétiques et des effets maternels (ou paternels), les conditions environnementales telles que le climat, la densité de population et les maladies pendant les premiers stades du développement peuvent générer des différences de survie et de succès reproducteur qui affectent les individus d'une cohorte entière, simultanément. Si les conditions environnementales à la naissance provoquent des différences au niveau de la masse corporelle entre les années et que la masse est reliée à la survie et à la reproduction, on devrait pouvoir observer une relation entre la masse moyenne des cohortes et la survie et la reproduction de ces mêmes cohortes au cours de leur vie. Par exemple, si la survie juvénile est reliée à la

masse à la naissance, on devrait s'attendre à ce que les cohortes ayant une masse moyenne élevée à la naissance démontrent une survie juvénile plus élevée. De même, si la masse corporelle est reliée au succès reproducteur, on devrait s'attendre à ce que les variations de masse entre les cohortes aient des implications au niveau de la sélection sexuelle et de la « fitness » des individus. Plusieurs études ont déjà mis l'emphase sur l'importance des « effets cohortes » sur plusieurs traits d'histoire de vie dont la survie juvénile, l'âge de la première reproduction et la survie des adultes (Albon et al., 1987; Gaillard et al., 1993b). Les recherches suggèrent également l'existence d'un effet cohorte de la croissance corporelle chez plusieurs espèces d'ongulés dont le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Fryxell et al., 1991), le chevreuil (Gaillard et al., 1993b; Hewison et al., 1996), le wapiti (Smith et al., 1997) et le bouquetin (*Capra ibex*) (Toïgo et al., 1999).

Alors que les effets cohortes ont été largement étudiés chez les femelles (Albon et al., 1987), très peu d'études ont focalisé sur l'effet cohorte chez les mâles. Pourtant, ces effets peuvent être très distincts étant donné le potentiel de croissance compensatoire différent pour les deux sexes et leur sensibilité divergente aux conditions environnementales. Comme les mâles des espèces à reproduction polygame et à caractère fortement dimorphique sont habituellement plus sensibles que les femelles aux conditions environnementales (Clutton-Brock et al., 1982), on peut s'attendre à ce que l'effet cohorte soit plus prononcé chez les mâles que chez les femelles. Le potentiel de croissance compensatoire est généralement faible pour les mâles (voir section I.4.2.4) : ceux qui sont petits en bas âge demeurent petits à l'âge adulte (Festa-Bianchet et al., 2000), d'où un effet cohorte plus grand que pour les femelles.

Puisque les effets des variables environnementales sur la survie et la reproduction se manifestent souvent tout d'abord par un effet direct sur la masse corporelle, les variations de la masse des jeunes entre les années s'avèrent fort utiles pour détecter les effets cohortes. Ceci démontre une fois de plus la place centrale qu'occupe la masse corporelle non seulement au niveau individuel mais également au niveau de la population où elle est un outil important pour comprendre et détecter les effets des conditions environnementales sur la dynamique des populations d'ongulés.

#### I.4. Variations de la masse corporelle

La masse corporelle des individus d'une même espèce varie selon plusieurs paramètres intrinsèques ou extrinsèques. Des variables comme l'âge, le sexe, la génétique, le statut reproducteur et la saison de l'année déterminent de façon importante la masse d'un animal à un moment précis. D'autres variables telles que le climat et la densité de population sont également responsables des fluctuations interindividuelles de masse entre les populations d'une même espèce ou entre individus d'une même population étudiée sur une longue période de temps. Une telle variation temporelle ou microgéographique de la taille corporelle est généralement considérée comme le résultat d'une différence nutritionnelle entre les périodes de comparaison ou les habitats (Hewison et al., 1996).

##### I.4.2 Facteurs intrinsèques

###### I.4.2.1 Variations saisonnières et annuelles

Les animaux qui vivent dans des environnements où la disponibilité et la qualité de la nourriture fluctuent de façon marquée sont plus susceptibles de subir des grands changements de leur masse corporelle. La plupart des ongulés nordiques font face à une période de croissance estivale très courte suivie d'une longue période hivernale où la nourriture est souvent inadéquate pour le maintien de la masse corporelle (Houston et al., 1989; Leader-Williams et Ricketts, 1982; Miura et Maruyama, 1986). Il en résulte de grandes variations de la masse corporelle au cours d'une année (Festa-Bianchet et al., 1996; Klein, 1970). Grâce à ce cycle saisonnier de gain et de perte de masse, la masse corporelle maximale des individus est atteinte avant la saison du rut à l'automne alors que la masse minimale est généralement atteinte au printemps (Festa-Bianchet et al., 1996; Leader-Williams et Ricketts, 1982). Ces variations ont été observées chez bon nombre d'espèces d'ongulés dont le cerf élaphe (Mitchell et al., 1976), le renne (Leader-Williams et Ricketts, 1982), l'orignal (Franzmann et al., 1978) et le mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet et al., 1996).

Pour faire face à des conditions souvent extrêmes, les ongulés d'habitats nordiques ont développé des adaptations comportementales et physiologiques. Face à la période hivernale et à la privation de nourriture qui s'en suit, les animaux doivent être en mesure d'accumuler l'énergie nécessaire au maintien de leur métabolisme de base et être capables de compenser les pertes hivernales en reprenant rapidement du poids au printemps et en été (Renecker et Samuel, 1990). La diminution du métabolisme de base pendant la période hivernale ainsi qu'une diminution volontaire de la nourriture ingérée sont des adaptations importantes des ruminants sauvages à leur environnement et permettent la vie dans des environnements à changements saisonniers (Chappel et Hudson, 1980; Parker et al., 1993). Le dépôt et la mobilisation du gras et des protéines corporelles sont des régulateurs importants des pertes de masse corporelle (Parker et al., 1993) et selon certaines études, elles feraient l'objet d'un certain contrôle hormonal (Dark et al., 1983) puisque des animaux nourris *ad libitum* ont également démontré une telle périodicité (Houston et al., 1989; Miura et Maruyama, 1986). Les variations annuelles de masse pourraient également être contrôlées par la photopériode qui influencerait la lipogénèse et la perte d'appétit. Il existerait donc des variations adaptatives des taux métaboliques et des besoins alimentaires ce qui produirait un cycle saisonnier de la masse corporelle (Chappel et Hudson, 1978).

#### I.4.2.2 Âge

Peu d'études visant à comprendre les changements à long terme de la masse corporelle ont été réalisées chez les ongulés sauvages. On connaît donc encore mal comment les patrons de croissance varient entre les différentes classes d'âge. Chez le mouflon d'Amérique, Festa-Bianchet et al. (1996) ont démontré qu'il existait des différences dans les patrons de croissance selon l'âge des individus. Dans cette étude, les agneaux et les jeunes de un an des deux sexes avaient un gain de masse linéaire pendant l'été tandis que les adultes avaient une croissance quadratique. Ces derniers semblaient gagner de la masse rapidement jusqu'à la fin juillet pour ensuite diminuer leur taux de croissance. Plusieurs femelles semblaient atteindre leur masse maximale en août. Ces différences dans les patrons de croissance reflétaient probablement une différence de stratégie de croissance plutôt que la résultante d'une limitation

des ressources pendant l'été puisque les données utilisées ont été récoltées alors que la densité de population était artificiellement gardée basse (Festa-Bianchet et al., 1996). L'âge est donc un facteur important à prendre en compte dans les études sur le développement corporel. Pour les fins de ma recherche, toutes les classes d'âge ont été traitées séparément afin de bien comprendre les effets de la densité et du climat sur chacune d'elles.

#### I.4.2.3 Développement précoce

Lindström (1999) définit le développement précoce comme le temps écoulé entre la conception et l'âge de la maturité et souligne que le plus tôt le développement est perturbé, le plus forts sont les effets. Les effets maternels et paternels sont d'importantes sources de variation individuelle du développement précoce. Les conditions environnementales telles que la densité de population, le climat ou les maladies auxquelles affectant les animaux au début de leur vie peuvent aussi avoir des conséquences à long terme (Lindström, 1999). Chez les mammifères, le développement précoce est reconnu pour avoir une importance capitale sur la masse corporelle adulte et éventuellement, le succès reproducteur et la « fitness » (Albon et al., 1987; Atkinson et al., 1996; Clutton-Brock et al., 1987b; Clutton-Brock et al., 1992; Festa-Bianchet et al., 2000; Schultz et Johnson, 1995).

Les mâles et les femelles peuvent réagir de façon différente aux conditions environnementales survenues pendant leur période de croissance. D'après des observations d'espèces d'oiseaux et de mammifères pour lesquelles les mâles sont plus gros que les femelles, les mâles sont généralement plus sensibles aux perturbations que ne le sont les femelles (Clutton-Brock et al., 1985a,b; Teather et Weatherhead, 1989). Leur plus grande sensibilité serait en partie due aux plus grands besoins énergétiques de leur grande taille et de leur taux de croissance élevé (Clutton-Brock et al., 1982). Par rapport aux femelles, leur développement serait plus affecté par les événements survenant pendant le développement précoce (Festa-Bianchet et al., 2000).

Chez la plupart des ongulés, la croissance corporelle s'étend sur plusieurs années après le sevrage et continue habituellement après la maturité sexuelle (Blaxter et al., 1982; Festa-

Bianchet et al., 1996; Georgiadis, 1985; Houston et al., 1989; Stamps, 1993). Le mouflon d'Amérique, par exemple, gagne de la masse jusqu'à au moins 7 ans et la masse pendant la première année expliquait généralement moins d'un tiers de la variance de la masse adulte (Festa-Bianchet et al., 2000). Seulement 45 % de la masse à un an chez l'original était expliquée par la masse en tant que veau (Saether et Heim, 1993) alors que chez le chevreuil, la masse à la naissance n'était pas corrélée à la masse au sevrage (Gaillard et al., 1993c). Ceci suggère que des événements survenant après le développement précoce peuvent affecter la taille que les animaux vont atteindre à l'âge adulte et sous-entend la possibilité d'une croissance compensatoire après le développement précoce. La croissance compensatoire est une période de croissance accélérée de la part d'individus dont la croissance initiale a été perturbée par des conditions environnementales défavorables (Verme, 1963). Cette croissance constitue un rattrapage de la masse moyenne par les individus ayant eu une croissance très faible à un plus jeune âge. Le potentiel de croissance compensatoire serait plus élevé pour les femelles puisqu'elles ont une stratégie de reproduction flexible qui leur permet de faire varier l'âge de première reproduction (Jorgenson et al., 1993a) et les dépenses énergétiques qu'elles fournissent à leur jeune (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998). Lorsque les ressources alimentaires sont limitées, elles ont donc la possibilité de les redistribuer de la reproduction vers la croissance. Les mâles quant à eux sont probablement sélectionnés pour toujours gagner le plus de masse aux taux les plus élevés possibles puisque les individus qui ont une masse corporelle élevée ont habituellement un succès reproducteur plus élevé et ceux plus petits que la moyenne n'ont fort probablement aucun succès reproducteur (Hogg, 1988). Comme le rut est à l'automne, lorsque la période de croissance estivale est terminée, ils n'ont pas la même possibilité que les femelles de redistribuer les ressources de la reproduction vers leur croissance. De plus, si les taux de croissance maximum sont observés lorsque la disponibilité des ressources est élevée, alors le potentiel de croissance compensatoire pour les mâles est limité. Ceci signifie que même si la disponibilité des ressources augmente, un mâle ayant eu une croissance ralentie au début de sa vie ne pourra jamais compenser complètement le retard accumulé. Le contraire impliquerait que les mâles restreignent leur potentiel de croissance même lorsque les ressources sont abondantes, ce qui est contraire à leur stratégie de reproduction.



Le fait que la masse résultant du développement précoce puisse prédire la masse à l'âge adulte a des implications sur les stratégies d'investissement parental. Les théories qui impliquent les conflits parents-jeunes prennent pour acquis que la masse au sevrage affecte la masse adulte et le succès reproducteur (Trivers, 1974). Si par exemple le développement précoce avait un fort effet sur la masse adulte (et donc sur le succès reproducteur), les pressions de sélection favorisant un investissement maternel élevé seraient plus importantes que si la masse adulte dépendait dans une plus grande proportion du développement après le sevrage. Mon étude s'attardera donc autant sur les effets des conditions environnementales pendant le développement précoce que sur les effets de ces mêmes conditions après le sevrage et la maturité sexuelle.

#### I.4.2.5 Dimorphisme et ségrégation sexuels

Le dimorphisme sexuel est une différenciation morphologique des mâles et des femelles sexuellement matures. Chez plusieurs espèces à reproduction polygame, le dimorphisme sexuel se traduit par des différences de taille ou de masse entre les individus (Fairbairn, 1997). La sélection sexuelle serait la cause du dimorphisme sexuel de taille ou de masse chez ces mammifères où le patron le plus commun est une grande taille des mâles par rapport aux femelles (Weckerly, 1998). Les mâles subiraient de fortes pressions de sélection pour une croissance rapide qui leur assurerait une meilleure performance lors des combats contre les autres mâles et ainsi avoir accès aux femelles en œstrus (Clutton-Brock et al., 1982). Les femelles, quant à elles, investiraient plutôt dans leur croissance jusqu'à l'atteinte d'une taille critique et ensuite investiraient leur surplus d'énergie dans la reproduction (Clutton-Brock et al., 1982; Emlen et Oring, 1977; Houston et al., 1989; Trivers, 1972).

Le mouflon d'Amérique est une espèce fortement dimorphique où à l'âge adulte, les mâles sont environ 60 % plus pesants que les femelles. Une étude réalisée à Ram Mountain à basse densité de population (Festa-Bianchet et al., 1996) a démontré que le dimorphisme sexuel chez cette espèce proviendrait des effets cumulatifs de :

- un petit avantage initial des mâles sur les femelles en ce qui a trait à la masse corporelle;
- un gain de masse relatif plus grand pour les mâles à 1 an et 2 ans;
- un investissement dans la reproduction par les jeunes femelles.

La séparation spatiale des sexes pendant la plus grande partie de l'année, c'est-à-dire la ségrégation sexuelle, est également une caractéristique importante des ongulés polygames. Les hypothèses expliquant l'origine et le maintien de ce trait comportemental (voir Main et al., 1996) impliquent presque toutes une utilisation différente de l'habitat par les mâles et les femelles, habitats où ils sont exposés à différents risques de prédation et à différentes sources de nourriture et de régime thermal (Stamps et al., 1997). Chez le mouflon d'Amérique, les femelles accompagnées des agneaux, des jeunes de un an et des mâles de 2 et/ou 3 ans forment des groupes distincts de ceux des mâles adultes (Festa-Bianchet, 1991). Cette distribution différente des mâles et des femelles sur un même territoire ainsi que les différences énergétiques associées à la masse corporelle suggèrent un ajustement divergent des mâles et des femelles face aux changements de l'environnement. Kie et Bowyer (1999) ont même suggéré que les mâles et les femelles devraient être considérés comme deux espèces lors de l'analyse des effets des variations de l'environnement. En suivant cette ligne de pensée, il est facile de prédire que si la masse corporelle des mâles et des femelles varient de façon différente en fonction des conditions environnementales, l'amplitude du dimorphisme sexuel pourrait aussi varier en fonction de ces mêmes variables. Le dimorphisme et la ségrégation sexuels sont donc des traits importants à considérer lors des études sur l'effet des conditions environnementales (comme la densité de population ou les conditions climatiques) sur le développement corporel et la masse. Leurs implications biologiques sont importantes :

- 1) Ils sous-entendent que les mâles et les femelles devront être analysés séparément en raison de leurs besoins et de leurs habitats différents;
- 2) Ils supposent que les variables écologiques susceptibles d'affecter un sexe n'affecteront pas systématiquement l'autre.

### I.4.3 Facteurs extrinsèques

#### I.4.3.1 Densité de population

Les effets de la densité de population sur la masse corporelle des mammifères et plus particulièrement des ongulés sont depuis longtemps reconnus (Clutton-Brock et al., 1987b; Leberg et Smith, 1993). La densité de population peut agir sur la croissance corporelle de différentes façons soit en augmentant la compétition pour la ressource, le stress entre les individus ou la vulnérabilité aux maladies. La densité-dépendance chez les grands mammifères semble cependant être principalement reliée à la disponibilité de la nourriture (Fowler, 1987). Lorsque le nombre d'animaux augmente et que l'aire de distribution ne s'agrandit pas, les ressources se font plus rares et la compétition augmente à l'intérieur de la population (Solberg et Saether, 1994). La masse corporelle est donc habituellement négativement corrélée avec la densité de population (Klein, 1970; Klein, 1981; Skogland, 1983). L'importance de l'effet négatif de la densité de population sur la masse ou la croissance corporelle varie cependant considérablement selon l'aire d'étude et l'espèce étudiée. Chez les blaireaux (*Meles meles*), une diminution de la masse corporelle des deux sexes a été observée avec l'augmentation de la taille des groupes (Rogers et al., 1997). Chez le caribou, les femelles en lactation étaient plus légères et plus petites à haute qu'à basse densité de population et les veaux ont démontré une densité-dépendance de la masse et du gain de masse lors de leurs 21 premiers jours d'existence (Crête et al., 1993). Une diminution densité-dépendante des taux de croissance, de la masse, de la taille ou de la condition corporelle est également survenue chez l'âne domestique (Choquenot, 1991), le cerf de Virginie (Fryxell et al., 1991; Sams et al., 1998), le chevreuil (Hewison et al., 1996), le renne (Helle et Kojola, 1994; Reimers et al., 1983; Skogland, 1983; Skogland, 1990), le mouflon d'Amérique (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998) et le cerf élaphe (Clutton-Brock et al., 1982). Des effets différentiels de la densité de population sur les mâles et les femelles ont été trouvés chez quelques espèces. Selon Leberg et Smith (1993), les mâles cerfs de Virginie croissaient plus lentement et atteignaient des tailles adultes plus petites à des densités de population élevées. Un effet semblable a été trouvé par Ashley et al. (1998). La masse des mâles était

aussi plus affectée que celle des femelles par l'augmentation en densité de population chez le bouquetin (Toïgo et al., 1999), l'original (Ferguson et al., 2000; Solberg et Saether, 1994) et le chevreuil (Vincent et al., 1995). Ces recherches rapportent que la densité peut expliquer de 16 % à 95 % de la variation de la masse corporelle, et ce pour des tailles d'échantillons s'échelonnant de 28 à 1325.

Les effets de la densité sur la masse corporelle, la fécondité, l'âge de première reproduction, la survie et la croissance des bois ou des cornes sont importants car ils peuvent indirectement nous renseigner sur l'état de la ressource dans les cas où les données sur la qualité et la quantité de la végétation ne sont pas disponibles. À Ram Mountain par exemple, les résultats d'études sur le mouflon d'Amérique suggèrent que les ressources alimentaires étaient plus limitées à haute qu'à basse densité de population. Avec l'augmentation du nombre de brebis, l'âge de primiparité a augmenté (Gallant, 1999; Jorgenson et al., 1993a) et la survie des agneaux et des jeunes de un an ainsi que la croissance des cornes des mâles de 1 et 2 ans ont diminué de façon marquée (Festa-Bianchet et al., 1997; Jorgenson et al., 1997; Jorgenson et al., 1993b).

#### I.4.3.2 Conditions climatiques

Étant donné l'importance des variations climatiques et des fluctuations de température dans les régions tempérées et nordiques et l'importance de la masse corporelle sur la survie, le succès reproducteur et la dynamique des populations, comprendre les effets du climat sur la masse corporelle est primordial pour un aménagement intelligent et une conservation adéquate des populations de grands mammifères. Klein (1970) fut l'un des premiers chercheurs à proposer une influence sur la dynamique des populations des facteurs qui affectent le niveau nutritionnel des plantes pendant la saison de croissance, influence qui passerait premièrement par un effet sur la masse corporelle. Chez les ongulés, les variations climatiques (latitudinales, saisonnières et interannuelles) qui affectent de façon temporelle et spatiale la quantité et la qualité de la nourriture influencent principalement la survie des juvéniles (Burles et Hoefs, 1984; Douglas et Leslie, 1986; Loison et Langvatn, 1998; Portier et al., 1998) et la

reproduction (Albon et Clutton-Brock, 1988; Albon et al., 1987; Gaillard et al., 1996; Langvatn et al., 1996; Owen-Smith, 1990). En se remémorant la relation entre la masse corporelle et la notion de « fitness » individuelle, il n'est pas surprenant de constater que les variations climatiques influencent également la croissance corporelle des ongulés tempérés (Clutton-Brock et al., 1982; Helle et Kojola, 1994; Loison et Langvatn, 1998; Smith et al., 1997).

Mais comment les variations climatiques influencent-elles la masse ou la condition corporelle des individus? Le climat peut premièrement agir indirectement sur les populations d'ongulés en affectant la productivité primaire. Ainsi, les conditions climatiques peuvent faire varier le début de la saison de croissance des plantes ainsi que sa durée (Post et Stenseth, 1999) et provoquer des changements dans la production de biomasse (Shevtsova et al., 1997), la croissance des populations (Carlsson et Callaghan, 1994) et la qualité nutritive des plantes (Chapin III et al., 1980; Langvatn et Albon, 1986). La durée de la couche de neige et la date de la fonte influenceraient la date d'émergence des plantes tandis que les températures et les précipitations printanières influenceraient la production primaire et le contenu nutritif des plantes (Clutton-Brock et al., 1982; Langvatn et Albon, 1986). Ces effets indirects du climat influencent le début et la longueur de la saison de croissance des mammifères herbivores et la qualité de leur diète, ce qui risque d'avoir des effets importants sur la croissance corporelle. White (1983) a d'ailleurs démontré comment des petites augmentations dans la qualité des plantes avaient des effets multiplicatifs sur le gain de masse des ongulés nordiques.

Les conditions climatiques ont également des effets directs sur la masse corporelle en agissant sur les besoins énergétiques reliés à la thermorégulation (Hudson et White, 1985) et à la locomotion (Stelfox, 1976). Ainsi, la pluie peut imposer des contraintes énergétiques importante chez le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*) en pelage d'été (Parker, 1988), des températures élevées en été sont associées avec un dérangement plus important des insectes ce qui augmenterait les déplacements (Kojola, 1991) et la persistance de la neige au sol aurait un effet négatif sur la masse corporelle des isards adultes (*Rupicapra pyrenaica*) (Crampe et al., 1997). Les ongulés des environnements nordiques ont cependant

de nombreuses adaptations comportementales et physiologiques qui leur permettent de survivre aux hivers longs et rigoureux qui sévissent sous nos latitudes (Chappel et Hudson, 1980) (voir section I.4.2.1). Malgré cela, la croissance et la masse corporelle demeurent grandement influencées par les conditions climatiques, particulièrement celles des jeunes. Ainsi, la croissance avant même la naissance serait affectée par le climat. Chez le cerf élaphe, la masse à la naissance était corrélée aux températures au printemps (Albon et al., 1983a) et à la profondeur de la neige (Loison et al., 1998). Post et Stenseth (1999) ont trouvé que la masse corporelle des juvéniles, jeunes de un an et adultes du renne, de l'orignal et du mouton de Soay était influencée par les conditions climatiques rencontrées par la mère pendant la gestation ou pendant les hivers avant leur conception. L'augmentation des coûts de thermorégulation et de locomotion ainsi que la qualité de la nourriture disponible pourraient donc influencer l'énergie que les mères fournissent à leur fœtus (Post et Stenseth, 1999).

D'autres études suggèrent que le climat au printemps et pendant le premier hiver affecte la croissance des jeunes. Ainsi, les précipitations en avril et mai et la température en juin et juillet étaient corrélées avec une grande masse chez les faons de chevreuils (Gaillard et al., 1993c; Gaillard et al., 1996). La masse des jeunes rennes était influencée par les températures estivales (Helle et Kojola, 1994) et par la sévérité de l'hiver (Loison et Langvatn, 1998). La masse automnale des veaux et jeunes de un an chez l'orignal diminuait avec l'augmentation de la profondeur de neige pendant l'hiver et le printemps précédents (Hjeljord et Histol, 1999; Saether, 1985) tandis que leurs changements de masse et la quantité de gras du fémur étaient associés avec la sévérité de l'hiver (Cederlund, 1991; Saether et Gravem, 1988).

En dépit du fait que ce sont surtout les jeunes qui sont affectés par les variations du climat, la croissance corporelle des adultes peut également subir les conséquences d'hivers particulièrement froids ou d'étés excessivement pluvieux. La masse corporelle des rennes adultes était corrélée avec les conditions hivernales alors qu'elles étaient en gestation (Post et al., 1997). La croissance des cornes des bouquetins mâles était corrélée avec les températures printanières tandis que la profondeur de la neige en avril avait un effet négatif sur la circonférence de leur poitrine (Toïgo et al., 1999). Des journées plus chaudes que la moyenne

en été diminuaient la masse à l'automne chez le cerf élaphe (Clutton-Brock et al., 1982; Langvatn et Albon, 1986) et l'original (Saether, 1985). Les serow Japonais (*Capricornis crispus*) adultes perdaient plus de masse pendant les hivers sévères que pendant les hivers considérés comme modérés (Miura et Maruyama, 1986). La masse corporelle des adultes de 7 ans et moins était affectée négativement par des températures hivernales très basses chez l'isard (Crampe et al., 1997) et un climat chaud pendant le développement précoce avait un effet divergent chez les mâles et les femelles du cerf élaphe, augmentant celle des mâles et diminuant celle des femelles (Post et al., 1999).

Toutes ces études suggèrent un effet des conditions climatiques sur la croissance et la masse corporelle des individus d'une population. Cependant, cet effet varie de façon importante selon l'étude et l'espèce, comme semble le démontrer la vaste étendue de coefficients de corrélation ( $r$  variant entre 0,500 et 0,975) et de  $r^2$  (entre 0,13 et 0,80) retrouvée dans les études citées précédemment. Mais qu'advient-il de cette relation lorsque la densité de population varie et que des effets densité-dépendants entrent en ligne de compte?

#### I.4.3.3 Les interactions densité-climat

Bien que le climat soit généralement considéré comme un facteur densité-indépendant, des relations peuvent exister entre les conditions environnementales et la densité de population. Plusieurs chercheurs ont d'ailleurs suggéré que la densité dépendance augmente la sensibilité des paramètres démographiques à la variation temporelle des facteurs densité indépendants (Fowler, 1987; Mech et al., 1987; Skogland, 1985). Les effets de la température pourraient donc être plus évidents pour une population au-dessus de sa capacité de support du milieu (Picton, 1984). L'étude de Portier et al. (1998) a révélé que la survie des agneaux était influencée par le climat dans certains cas mais que dans d'autres, il existait des relations complexes entre le climat et la densité et que les effets de certaines variables climatiques n'étaient évidents qu'à haute densité de population. Lorsque combinées avec des densités de population élevées, les conditions climatiques défavorables pourraient donc retarder la croissance ou mener à des pertes de masse importantes (Ozoga et Verme, 1982; Thorne et al.,

1976). Une meilleure connaissance des facteurs qui influencent la masse corporelle ainsi que leurs interactions devrait améliorer notre compréhension de la dynamique des populations et améliorer par le fait même notre aménagement des ongulés tempérés.

## I.5. Objectifs de l'étude

### I.5.1 Objectif général

L'augmentation de la taille de la population de mouflons d'Amérique dans l'aire d'étude de Ram Mountain, Alberta, a entraîné plusieurs conséquences sur la survie et la reproduction des individus. Ces effets permettent de croire que les ressources alimentaires étaient plus limitées à haute qu'à basse densité de population. Avec l'augmentation du nombre de brebis, une augmentation de l'âge de la première reproduction (Gallant, 1999; Jorgenson et al., 1993a), une diminution de la survie des agneaux et des jeunes de un an (Festa-Bianchet et al., 1997; Jorgenson et al., 1997) et une diminution de la croissance des cornes des jeunes mâles ont été observés (Jorgenson et al., 1993b). Un déclin densité-dépendant du nombre d'individus est également survenu dans la population après le pic de densité observé en 1992. Aucune étude n'avait encore fait l'analyse complète des effets de ces variations en densité sur la croissance individuelle. Des effets du climat sur la masse étaient aussi soupçonnés étant donné l'étude de Portier et al. (1998) qui avait démontré un effet des conditions climatiques sur la survie des agneaux. L'objectif général de cette étude est donc d'étudier les effets de la densité de population et du climat sur la croissance corporelle des mouflons de la population de Ram Mountain, Alberta.

### I.5.2 Objectifs spécifiques

1. Étudier les effets de la densité de population sur la masse corporelle des différentes classes de sexe et d'âge.
2. Étudier les effets de la densité de population sur les changements de masse estivaux, hivernaux et annuels des différentes classes de sexe et d'âge.



3. Évaluer l'existence d'effets divergents de la densité sur la croissance des mâles et des femelles et déterminer la relation entre la densité de population et le dimorphisme sexuel.
4. Étudier les effets du climat sur la masse et la croissance individuelle des différentes classes de sexe et d'âge.
5. Déterminer l'existence d'une interaction entre les effets de la densité de population et les effets du climat sur la masse et la croissance corporelle des individus.

Les résultats permettant d'atteindre ces objectifs spécifiques sont présentés en deux chapitres sous forme d'articles scientifiques. Le premier chapitre porte sur les effets de la densité de population et inclut les objectifs 1 à 3. Le deuxième chapitre présente les résultats des analyses des effets du climat sur la croissance et des interactions possibles de celui-ci avec la densité de population. Les objectifs 4 et 5 y sont donc abordés.

## I.6. Modèle d'étude : le mouflon d'Amérique et la population de Ram Mountain, Alberta

### I.6.1 Le mouflon d'Amérique

Le mouflon d'Amérique est un ongulé de montagne vivant en milieu tempéré où les variations annuelles du climat sont très importantes. Chez cette espèce à reproduction polygyne, le dimorphisme sexuel et la ségrégation sexuelle sont des caractéristiques importantes. Les mâles adultes peuvent être jusqu'à 60% plus pesants que les femelles (Festa-Bianchet et al., 1996; Hogg et al., 1992) et pendant la plus grande partie de l'année, les mâles vivent séparément des femelles et utilisent des aires de nutrition différentes (Festa-Bianchet, 1991). Ils ne se retrouvent que pendant le rut à l'automne. Dans la population de Ram Mountain en Alberta, l'aire de distribution des animaux ne s'est pas agrandi avec l'augmentation de leur nombre et le nombre de femelles adultes a plus que triplé entre 1981 et 1992 (Jorgenson et al., 1993b). Ceci suggère une compétition plus grande pour les ressources nutritionnelles à haute qu'à basse densité de population.

## I.6.2 L'aire d'étude de Ram Mountain

Étant donné l'importance économique de cet ongulé de montagne, une meilleure compréhension des paramètres qui influencent sa dynamique des populations est nécessaire pour un aménagement contrôlé et efficace de ses populations sauvages. Même si les effets de la densité de population et des conditions climatiques sur la croissance corporelle sont reconnus depuis longtemps (Clutton-Brock et al., 1982), le nombre d'études sur le sujet demeure limité parce qu'il s'avère extrêmement difficile de recueillir, sur des populations de grands mammifères sauvages, des données à long terme sur les variations de masse corporelle individuelle. Ceci s'explique par le fait que ces animaux sont difficiles à capturer et à manipuler en nature, qu'ils ont une très longue espérance de vie et qu'il est difficile de contrôler les fluctuations de la densité de population sur une très longue période de temps. Mon étude est une des seules à regarder les effets du climat et de la densité sur les changements individuels en masse d'ongulés adultes. La banque de données de Ram Mountain possède donc des caractéristiques qui lui confère une valeur unique parmi toutes les autres études concernant les grands mammifères à l'état sauvage car :

- 1) le niveau de densité de population est basé sur un décompte total des animaux capturés et vus dans l'aire d'étude (voir Chapitre 1 et 2);
- 2) la densité a été manipulée expérimentalement et plusieurs niveaux sont disponibles à des fins de comparaisons (voir Chapitre 1 et 2);
- 3) les mesures sont effectuées sur des animaux vivants, tous marqués et reconnaissables individuellement (Jorgenson et al., 1993b);
- 4) l'âge de chaque individu est connu de façon précise puisqu'ils ont pour la plupart été capturés pour la première fois alors qu'ils étaient agneaux (Jorgenson et al., 1993b);
- 5) les observations effectuées lors des saisons de captures nous permettent de définir exactement les taux de survie et de reproduction de chaque animal sauf pour la reproduction des mâles (Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998; Jorgenson et al., 1997);
- 6) les captures multiples permettent d'ajuster les masses au début et à la fin de la saison de croissance, ce qui facilite la comparaison entre les individus (Festa-Bianchet et al., 1996);

- 7) finalement, des informations sur la reproduction et les variations en masse des individus tout au long de leur vie sont disponibles, ce qui s'avère essentiel pour comprendre les conflits existant entre les différents traits d'histoire de vie de même que pour évaluer les relations entre la qualité phénotypique et la reproduction (Bérubé et al., 1999).

## CHAPITRE 1

### EFFETS DE LA DENSITÉ DE POPULATION SUR LE DIMORPHISME SEXUEL DU MOUFLON D'AMÉRIQUE

#### 1.1 RÉSUMÉ DU PREMIER ARTICLE

Dans mon article « Sexual dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density » j'ai analysé les relations pouvant exister entre la taille de la population, la masse corporelle, les changements saisonniers de masse et finalement le dimorphisme sexuel de masse. Une série de 22 années de données sur la masse corporelle des mouflons d'Amérique, tous individuellement marqués, de la population de Ram Mountain, Alberta, a été utilisée pour cette étude. La taille de cette population a subi une grande variation au cours des années. Cette variation de la densité de population a entraîné plusieurs conséquences sur la survie et la reproduction des mouflons. Un effet sur la croissance et la masse corporelle atteinte par les individus des différentes classes de sexe et d'âge était donc attendu. Puisqu'il est généralement reconnu que les mâles sont plus affectés que les femelles par les perturbations de leur environnement, un effet sur la différence de masse entre les sexes, i.e. le dimorphisme sexuel, était également attendu.

Le dimorphisme sexuel est une caractéristique importante de plusieurs espèces de mammifères mais on connaît peu de choses sur les facteurs pouvant influencer son expression phénotypique. Une meilleure étude de ces facteurs est importante pour mieux comprendre comment les patrons de dimorphisme peuvent avoir évolué. En effet, des variations à court terme de variables telles que la densité de population ou la disponibilité de la nourriture peuvent masquer la signification évolutive du dimorphisme sexuel tandis que des changements temporels de l'environnement peuvent mener à une plasticité adaptative dans l'expression du dimorphisme. Même si les effets de la densité de population sont bien connus dans la

littérature scientifique et que plusieurs auteurs ont déjà mis en évidence un effet différentiel de la densité sur la croissance des mâles et des femelles, peu d'études ont explicitement regardé les effets de la densité sur le dimorphisme sexuel. La disponibilité d'une base de données à long terme et la manipulation expérimentale de la densité dans ma population d'étude sont des avantages qu'aucune autre étude sur les grands mammifères n'a pu démontrer.

J'ai analysé l'effet de l'augmentation du nombre de femelles dans la population sur la masse corporelle des individus des différentes classes de sexe et d'âge. La masse des mâles âgés de 0 à 7 ans a été négativement affectée par l'augmentation de la taille de la population, tandis que les femelles n'ont été affectées que pour les classes d'âge de 0 à 2 ans. Alors que le nombre de femelles adultes augmentait dans la population, le dimorphisme sexuel de masse des mouflons âgés de 2 à 7 ans a diminué considérablement. Ceci serait principalement attribuable à un rapprochement de la masse des mâles vers celle des femelles. La densité de population a aussi eu un effet négatif sur les changements saisonniers de masse des mâles âgés entre 0 et 2 ans, tandis que les femelles n'ont été affectées qu'entre 0 et 1 an. La densité a eu un effet significatif mais faible sur le gain de masse d'une année à l'autre des femelles de 2 ans, suggérant ainsi une certaine forme de croissance compensatoire. Les jeunes femelles apparaissaient donc capables de compenser pour une faible croissance survenue tôt dans la vie, tandis que l'effet sur les mâles persistait jusqu'à l'âge adulte. Je suggère que ces différences sexuelles sont dues à la plus grande flexibilité d'allocation des ressources de la reproduction vers la croissance de la part des femelles. Mes résultats soulignent également l'importance de prendre en compte le sexe et l'âge des individus lors d'études visant à déterminer les effets de la densité de population sur la croissance corporelle.

Cet article a été soumis au « Canadian Journal of Zoology » : janvier 2001.

**1.2 SEXUAL SIZE DIMORPHISM IN BIGHORN SHEEP (*OVIS CANADENSIS*):  
EFFECTS OF POPULATION DENSITY**

**Mylène LeBlanc, Marco Festa-Bianchet and Jon T. Jorgenson**

*Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Département de biologie,*

*Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1*

Corresponding author:

Marco Festa-Bianchet

Département de biologie

Université de Sherbrooke

Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1

Tél: (819)821-7061

Fax: (819)821-8049

[mbianche@courrier.usherb.ca](mailto:mbianche@courrier.usherb.ca)

Present address of JJJ: Alberta Department of Environmental Protection, Natural Resources Service, Suite 201, 800 Railway Avenue, Canmore, AB, Canada, T1W 1P1

M. LeBlanc, M. Festa-Bianchet and J. T. Jorgenson: Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density

**Abstract:** Sexual dimorphism is an important characteristic of many mammals, but little is known about how environmental variables may affect its phenotypic expression. The relationships between population size, body mass, seasonal mass changes and sexual mass dimorphism were investigated using 22 years of data on individually marked bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta. The number of adult ewes was artificially maintained at a low level ( $n = 30$  to  $42$ ) from 1972 to 1981 and then allowed to increase to 104. The body mass of males from 0 to 7 years of age was negatively affected by population density. Females mass was negatively affected only up to 2 years of age. As the number of ewes increased, sexual mass dimorphism of sheep aged 2 to 7 years declined. Population density had a negative effect on seasonal mass changes of young males and females. Density also had a weak but significantly positive effect on yearly mass gain of 2 year-old females suggesting compensatory growth. Females appear to compensate for resources shortages early in life while males show a life-long negative effect. We suggest that these sexual differences are due to the greater flexibility of resource allocation to growth or to reproduction by females than by males.

**Résumé:** Le dimorphisme sexuel est une caractéristique importante chez plusieurs espèces de mammifères mais peu est connu sur les facteurs qui peuvent influencer son expression phénotypique. La relation entre la taille de population et le dimorphisme sexuel de masse a

été étudiée grâce à une série de 22 années de données sur la masse corporelle individuelle des mouflons d'Amérique de la population de Ram Mountain, Alberta. Le nombre de femelles adultes dans cette population a varié passablement entre 1972 et 1996. La masse des mâles âgés entre 0 et 7 ans a été négativement affectée par l'augmentation de la taille de population. La masse des femelles a été affectée seulement jusqu'à l'âge de 2 ans. Le dimorphisme sexuel de masse des mouflons âgés entre 2 et 7 ans a diminué avec l'augmentation du nombre de femelles adultes. La densité a eu un effet négatif sur les changements saisonniers de masse des jeunes mâles et femelles. La densité a également eu un léger effet positif sur le gain de masse annuels des femelles de 2 ans. Les jeunes femelles sembleraient être capables de compenser pour une faible croissance survenue tôt dans la vie tandis que l'effet sur les mâles persisterait jusqu'à l'âge adulte. Nous suggérons que ces différences entre les deux sexes sont attribuables à la plus grande flexibilité d'allocation des ressources de la reproduction vers la croissance de la part des femelles.



### 1.2.1 Introduction

Sexual size dimorphism, a difference in body size between sexually mature males and females, is a fundamental morphological characteristic of many animals including most ungulates (see Andersson 1999 for a review). Sexual size dimorphism has important consequences for the ecology, behavior, population dynamics and evolution of many taxa. Mass differences between males and females have been associated with differences in diet selection and intake rates (Houston and Shine 1993; Pérez-Barberia and Gordon 1998), habitat use (Clutton-Brock et al. 1987a; Kie and Bowyer 1999; Ruckstuhl 1998), growth rates and growth strategies (Festa-Bianchet et al. 1996; Georgiadis 1985), survival (Clutton-Brock et al. 1982; Jorgenson et al. 1997; Trivers 1972), metabolic rates (Hudson and White 1985), and reproductive strategies (Trivers 1972).

Of several evolutionary hypotheses proposed to explain the origin and maintenance of varying degrees of sexual size dimorphism (Ralls 1977; Slatkin 1984), the most widely accepted is based upon the theory of sexual selection (Darwin 1871). In species where males are larger than females, sexual differences in the factors limiting reproductive success usually favour large size and rapid growth rate in males, whose reproductive success is usually correlated to strength and to weapon size (Clutton-Brock et al. 1980; Ralls 1976). The reproductive success of females, on the other hand, is generally not as dependent on body size as that of males. Consequently, compared to males, females may adopt a more conservative growth strategy, and after achieving a certain amount of body growth, they should be selected to invest available resources into reproduction (Clutton-Brock et al. 1982; Trivers 1972).

Despite the ecological and evolutionary importance of sexual dimorphism in animals, very little is known about the environmental factors that may affect the degree of sexual size dimorphism over the short term within a population. A comprehensive assessment of these factors is necessary to understand how dimorphism patterns may have evolved, for two reasons. First, short-term changes in variables such as population density or food availability may hide the long-term evolutionary significance of sexual size dimorphism. Secondly, temporal changes in environmental factors may lead to adaptive plasticity in the expression of sexual dimorphism. Here we will use long-term data on marked bighorn sheep (*Ovis canadensis*) to explore how changes in population density may lead to changes in sexual size dimorphism.

Density-dependence in growth and body mass have long been recognised in populations of large mammals (see Fowler 1987 for a review). Population density can influence body size through a decrease in quantity or quality of forage and a resulting increase in intraspecific competition for food (Clutton-Brock et al. 1982; Klein 1970; Klein 1981). Many studies reported negative effects of high population density on growth (Choquenot 1991; Crête and Huot 1993; Hewison et al. 1996; Sams et al. 1998; Skogland 1983; Skogland 1990). Because the sexes are subject to different selective pressures relative to the trade-offs between growth and reproduction, the consequences of changes in resource abundance associated with changes in population density should be different for males and females, leading to sex-specific strategies to cope with a decrease in resource availability (Halliday 1987; Iverson 1985; Trivers 1972). Studies of bird and mammal species, where males are larger than females, suggest that males are generally more sensitive than females to environmental stresses such as

food scarcity or disease (Clutton-Brock et al. 1985a; Teather and Weatherhead 1989). The increased sensitivity of males to food shortage has been attributed to their greater energetic needs resulting from their larger size and growth rate (Clutton-Brock et al. 1982). Consequently, it is reasonable to expect that the body growth of males would be more strongly affected than the growth of females by changes in resource availability. Leberg and Smith (1993) reported a decrease in asymptotic mass and an increase in the duration of the growth period for males but not females in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). A greater effect of population density on body size and body mass of males than of females has also been reported in Alpine ibex (*Capra ibex*) (Toïgo et al. 1999), moose (*Alces alces*) (Ferguson et al. 2000; Solberg and Saether 1994), roe deer (*Capreolus capreolus*) (Vincent et al. 1995), and another study of white-tailed deer (Ashley et al. 1998). If changes in population density affect body growth of males more than body growth of females, then sexual size dimorphism should be negatively correlated with population density (Clutton-Brock et al. 1982; Leberg and Smith 1993; Stamps et al. 1997). The relation between population density and sexual size dimorphism could be either an inevitable consequence of limited food availability or the expression of an evolved adaptive strategy by which males restrain growth when resources are scarce (Clutton-Brock et al. 1982).

The availability of data collected over a wide range of densities is essential to study density-dependence in body growth. Our understanding of population dynamics of ungulates is not limited by the lack of models and theories but by data on natural populations (Eberhardt 1985; Gaillard et al. 2000). Long-term studies of wild populations where density has been manipulated are essential to assess density-dependent effects on population dynamics of

ungulates (Caughley 1981; Sinclair 1989). The 28-year study of bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, is unique among ungulate studies because of the availability of repeated measurements of body mass of marked animals. Population density was manipulated by yearly ewe removals between 1972 and 1981 and was subsequently allowed to increase (Jorgenson et al. 1993b). Low density was therefore induced experimentally and resources were not limiting during that period (Festa-Bianchet et al. 1995; Jorgenson et al. 1993b). With the subsequent three-fold increase in the number of ewes, lamb survival (Portier et al. 1998) and male horn growth (Jorgenson et al. 1998) declined and age of primiparity increased (Gallant 1999) suggesting a decrease in food availability.

To investigate the effects of changes in population density on body growth and sexual dimorphism, we combined long-term data of marked individuals with recent theoretical advances in the understanding of population dynamics in large mammals (Gaillard et al. 2000). We focused on three questions: 1) Do the effects of population density on growth and body mass vary with age? Because growth patterns change with age (Festa-Bianchet et al. 1996), we expected the effects of population density to be age-specific with a strong negative effect of increasing population density on body mass of lambs and yearlings of both sexes. Because of the potential for compensatory growth, we expected the older age classes to be less affected by population density at birth. 2) Does compensatory growth occur? Compensatory growth is a period of accelerated growth which follows a period of decreased growth due to food restriction or environmental perturbations, but it requires relaxation of the food restriction (Hudson and White 1985; Verme 1963). It has been reported for various species (Badyaev and Martin 2000; McAdam and Millar 1999) including domestic sheep

(Kamalzadeh et al. 1998; Oldham et al. 1999) and wild ungulates (Toïgo et al. 1999). Females may direct more resources to growth and fewer to reproduction when food is scarce. The density-dependent increase in age at first reproduction and decrease in maternal effort (Festa-Bianchet and Jorgenson 1998; Gallant 1999) reported in our study population suggested that females favoured growth and maintenance over reproduction at high population density. In males, however, the maximum growth rate is expressed when resources are abundant and it is not clear how males could divert resources from reproduction to body growth. We therefore expected the potential for compensatory growth to be greater for females than for males. 3) Do the effects of population density on growth and body mass vary with sex? Because males are usually more affected than females by resources shortages, we expected a stronger effect of population density on body mass and growth of males than of females and a decrease in sexual size dimorphism with increasing population density.

### **1.2.2 Material and Methods**

#### **STUDY AREA AND BIGHORN SHEEP POPULATION**

Ram Mountain (52° N, 115° W) is an isolated mountainous outcrop separated from the main Rocky Mountain chain by about 30 km of foothills covered by coniferous forest. Bighorn sheep use about 38 km<sup>2</sup> of alpine and subalpine habitat at elevations from 1082 to 2173 m. Since 1971, sheep have been captured in a corral trap baited with salt, weighted and marked. Females were marked with individually identifiable canvas or plastic collars, males with numbered and coloured Allflex plastic ear tags. Lambs were marked with Ketchum metal ear tags with attached coloured strips of Safeflag plastic. Multiple captures of almost all

ewes were made each year from late May to early October, and over 95% of the population was individually marked in most years. Captured sheep were weighed to the nearest 250 g with a Detecto spring scale whose accuracy was checked monthly with known weights.

Data used in these analyses were collected from 1974 to 1996. Population density was experimentally kept low from 1972 to 1981 by annual removals of adult ewes (Jorgenson et al. 1993b). The mean number of ewes 2 years of age and older in the population in June during this period was 35 and ranged from 30 to 42. After 1981, the number of adult ewes (2 years of age and older) more than tripled and reached 104 in 1992 and then decreased to 73 by 1996 (Figure 1.1).

Sheep were censused by identifying those caught or seen at the trap and observed during ground searches of the study area. Females have very traditional area-use patterns, so that changes in population density do not affect the size of their geographic range (Festa-Bianchet 1986; Geist 1971). Population size and population density are therefore equivalent. To be consistent with previous studies of this population (Festa-Bianchet and Jorgenson 1998; Festa-Bianchet et al. 1997; Portier et al. 1998), we used the number of adult females (2 years of age and older) in June as the measure of population size. The probability of not seeing a marked sheep in a given year was very low: 0.5% for ewes and 5% for rams (Jorgenson et al. 1997), and in almost all cases, sheep that were missed had emigrated to a neighbouring mountain before returning. Bighorn sheep are sexually segregated most of the year (Geist 1971) and the number of adult rams should have a limited effect on the availability of resources for ewes and lambs. Jorgenson et al. (1998) found that horn growth of rams before they left the nursery groups at 3 years of age was affected by the number of ewes but not by the number of rams in

the population. We expected that population density in the year of birth may have a long-term effect on individual development, but also that density in a given year could affect mass gain of sheep of all ages in that year. Therefore, we used two measures of density: the number of adult females in the population in the year of birth and “current” population size, the number of adult females in the year when age-specific mass or mass changes were estimated. Population size at birth and current population size were highly correlated for all age classes because population mostly increased over time (Figure 1.1). Direct effects of density were assessed by analysing the effect of current population size on seasonal and yearly mass changes while the effects of conditions during early development were measured by examining the relationship between population size at birth and body mass of different age-classes. For males 3 years of age and older, current population size was the number of adult males (3 years of age and older) in the population. Three-year-old males move from nursery herds to bachelor groups of adult males (Festa-Bianchet 1991; Geist 1971). The number of females is therefore unlikely to affect body growth of adult males (Festa-Bianchet 1991) and horn growth of adult males was independent of the number of ewes (Jorgenson et al. 1998).

Captured sheep were weighed if they had not been processed for at least three weeks. We knew the exact age and year of birth of each individual because almost all sheep were first captured and marked as lambs or yearlings. Ewes were caught 2-5 times each summer but many rams were only caught once each summer. Over 80% of lambs in the population were caught and tagged each year. Mothers were identified from suckles and associations with marked ewes for over 90% of lambs (Jorgenson et al. 1993a). We adjusted mass of each sheep with multiple captures to June 5 and to September 15 using individual growth rates.

Mass of lambs was adjusted to June 15 because for some lambs, mass adjusted to June 5 was much less than the average birth mass (Hogg et al. 1992). Bighorn sheep experience a pronounced seasonal variation in body mass and the mass-adjustment dates were chosen to approximate mass at the beginning and at the end of the growing season. Because males older than 3 years were rarely caught after July, their mass at the end of the summer was usually not available. More details on capture frequencies and mass adjustments are provided in Festa-Bianchet et al. (1996).

#### DATA ANALYSIS

We used parametric statistics to analyse mass at the beginning and at the end of the summer for males and females aged 0 to 4 years. We first used linear regression to assess the effects of population size on body mass and performed an Analysis of Covariance (ANCOVA) (Sokal and Rohlf 1997) to see if population size had a different effect on mass of males and of females. Sexual dimorphism was considered present when sex had a significant effect. The relation between dimorphism and population size was assessed by the significance of the sex-density interaction. The GLM procedure in SPSS for PC was used for these analyses (SPSS 1997).

We quantified sexual dimorphism by the percentage of mass by which males were larger than females  $\left(\frac{\text{mean male mass} - \text{mean female mass}}{\text{mean female mass}} \times 100\right)$ . This index was calculated for each year for which data for 2 or more individuals of each sex were available. We regressed this index of dimorphism on population size at birth.



We examined the correlation between the number of adult ewes and three measures of variation in mass: summer gain (mass in September minus mass in June of the same year), yearly gain (mass in June one year minus mass in June the previous year) and winter loss (mass in June one year minus September mass the previous year). Within a sex-age class, mass changes were often correlated with individual mass at the beginning (summer gain and yearly gain) or at the end (winter loss) of the summer: large sheep tend to gain less mass than small sheep (Festa-Bianchet et al. 1996). When testing for density effects on mass changes, we therefore removed the effect of absolute mass on mass changes by using partial correlation controlling for initial mass. The results of our analyses of mass changes are therefore not biased by the possible negative effects of population size on absolute mass.

September mass of ewes that reproduced as 2 year-olds was negatively affected by their reproductive status and their lambs were lighter than the lambs of older ewes (Festa-Bianchet et al. 1995). These ewes and their lambs were therefore excluded from analyses. Males orphaned during the removal experiment in 1972-1981 were also excluded from all analyses because they were lighter than non-orphan (Festa-Bianchet et al. 1994). Statistical analyses were performed with SPSS for PC (SPSS 1997). All probability values are two-tailed unless otherwise specified, with  $\alpha = 0.05$ .

### **1.2.3 Results**

#### **POPULATION SIZE AND BODY MASS**

Population size at birth had divergent effects on body mass and growth of males and females. The number of ewes in the year of birth negatively affected body mass at the

beginning (5 June) and at the end of summer (15 September) for all male age classes. The negative effect of population size was weak for lambs on 15 June but increased by the end of the first growing season (Table 1.1). It remained highly significant for body mass in June and September for males between 1 and 7 years of age. The effect varied between the age classes from weak ( $r^2 = 0.12$ ) to strong ( $r^2 = 0.47$ ) (Table 1.1). From low population density (mean number of ewes = 30) to high population density (mean number of ewes = 100), the body mass of male between 2 and 7 years of age passed from 62.5 kg to 45 kg, a decrease of about 28 %. For lambs and yearlings, this decrease was about 23 %. Female mass, on the other hand, was negatively affected by population size at birth only for lambs, yearlings, and 2-year-olds. The effect of population size on female mass was weak for lambs on 15 June, increased during the first summer, and remained high until 2 years of age. From the end of their fourth summer (3 years-old, mass adjusted to September 15) until 7 years-old, the mass of ewes was either not affected by population size, or was only very weakly affected (Table 1.1). For females aged between 0 and 2 years-old, the difference in body mass between low and high population density was 25 %.

#### NUMBER OF EWES AND SEXUAL MASS DIMORPHISM

Mass dimorphism of adult bighorn sheep decreased with increasing population size at birth (Figure 1.2 and 1.3). Analysis of covariance (Table 1.2) revealed that the sex\*number of ewes interaction became significant on 15 September at age 2 and remained significant up to 7 years of age for body mass in June and in September. Sexual dimorphism in body mass was significant from 1 to 7 years of age. Contrary to our expectations, we found a similar effect of

population size on growth of males and of females between 0 and 2 years-old (Table 1.2). After 2 years of age, however, population size had negative effect only for males, so that cohort-specific sexual mass dimorphism from 2 to 7 years of age decreased with increasing population density (Table 1.3 and Figure 1.3). From years of low population density to years of high population density, we observed a decrease of 64 % in sexual size dimorphism in June for sheep between 3 and 7 years-old. During this period, the difference in body mass between males and females passed from 47% to only 17 %.

#### CURRENT POPULATION SIZE AND SEASONAL MASS CHANGES

When individual body mass was taken into account through partial correlation, current population size had a negative effect on yearly and seasonal mass changes of most sex-age classes. For males, yearly and summer mass gain were negatively and moderately affected from 0 to 2 years of age. The coefficients of correlation for these age classes varied between  $-0.25$  and  $-0.44$  (Table 1.4), and the summer mass gain decreased by 9 % and the yearly mass gain decreased by 13 %. Lambs and yearlings lost more mass during winter at high than low population size (Table 1.4). In fact, their winter mass loss increased by about 80 %. Current population size negatively affected seasonal mass changes of female lambs and yearlings: their summer mass gain decreased by 9 % between low density and high density years and their yearly mass gain decreased by about 18 %. Surprisingly, yearly mass gain of 2 years-old ewes was positively correlated with population density, these ewes gaining 84 % more mass at high population density than at low population density (Table 1.4). Comparisons of correlation coefficients revealed that mass changes of males were not more affected by population size

than were mass changes of females, with the exception of mass gain from 2 to 3 years which decreased with increasing population size for males, but increased for females. Seasonal mass changes of adult ewes were not affected by the current number of ewes, and the seasonal mass changes of males older than 2 years were not affected by the number of rams (Table 1.4).

#### **1.2.4 Discussion**

Our long-term study provided evidence that short-term changes in population density lead to changes in the degree of sexual size dimorphism. As the number of ewes at birth increased in our study population, the degree of sexual size dimorphism of bighorn sheep aged 2 to 7 years declined. Contrary to our prediction, however, instead of a greater effect of population size on growth of males than of females, we found a persistent effect on older age classes of males. High population density in the year of birth led to a life-long negative effect for males, but young adult females appeared to compensate for slow early growth. We suggest that the sexual differences in the effects of population density were due to differences in the reproductive strategies of males and females. Our results underline the importance of distinguishing both sex and age classes when assessing the effect of population density on body growth.

Confirming the results of several earlier studies of ungulates (Clutton-Brock et al. 1982; Fowler 1987; Leberg and Smith 1993), high population density in the year of birth led to depressed body mass of young bighorn sheep of both sexes. Previous studies have shown that maternal body condition affects fetal growth, birth weight, neonatal growth and milk production (Festa-Bianchet 1988; Gaillard et al. 1993b; Verme 1963). Surprisingly, however,

the effect of population size on mid-June mass of lambs was rather weak. Lambs are about 3 weeks old in mid-June, and this result may suggest that birth mass was not strongly affected by changes in population size. Alternatively, if small newborns died before we could catch them, our estimate sample of lamb mass in June may be biased towards heavier lambs and not provide a reliable assessment of density-dependent changes in birth mass. Other studies have found higher mortality of light than of heavy newborn ungulates (Clutton-Brock et al. 1982; Fairbanks 1993). If birth mass decreased with increasing population size, however, neonatal mortality should also increase with population size, but there is very little evidence of density-dependence in neonatal mortality for sheep at Ram Mountain (Portier et al. 1998).

The negative effects of population size on body mass increased during the first summer. Carlisle (1982) predicted that parental expenditure should decrease when resource availability is low and population density is high. Réale and Boussès (1995) and Réale et al. (1999) reported that as resource availability decreased, maternal care and maternal investment of Sardinian mouflon (*Ovis gmelini*) also decreased. Because the energetic demands of lactation are much greater than those of gestation (Hudson and White 1985), the negative effect of population size on body mass at weaning may reflect a decrease in maternal expenditure with increasing number of ewes. Indeed, summer mass gain of adult ewes was independent of density and Festa-Bianchet and Jorgenson (1998) found that female bighorn sheep reduced their maternal expenditure as population size increased.

The effects of population size on body mass of males and females diverged at 2 years of age, leading to a decrease in sexual mass dimorphism with increasing population size. Clutton-Brock et al. (1982), also noted that as population density increased in red deer, sexual

dimorphism declined. While population size in the year of birth had little or no effect for females beyond 2 years of age, high population density at birth had a permanent negative effect on males. Sexual differences in the plasticity of resource allocation between growth and reproduction may account for the absence of compensatory growth in rams compared to ewes. In polygynous mammals, when females attain adequate body mass for reproduction, growth is usually greatly reduced or stopped and most metabolic resources not needed for maintenance and activity are directed to reproduction (Clutton-Brock et al. 1982), presumably because the fitness gain of additional body growth are less than those obtained by reproducing. The reproductive success of males, on the other hand, is highly correlated with the ability to compete for oestrous females against other males. The outcome of male-male competition is strongly affected by body mass and body condition (Clutton-Brock et al. 1982; LeBoeuf 1974). Males of most polygynous mammals are therefore selected to grow as large and as fast as possible. Because the postweaning body growth of bighorn males is much greater than that of females (Festa-Bianchet et al. 1996), and horn growth after 3 years of age is independent of population size (Jorgenson et al. 1998), one may assume that males have a high potential for compensatory growth and that mass at weaning would not be strongly correlated to adult mass. However, Festa-Bianchet et al. (2000) reported that weaning mass is more closely correlated with adult mass for males than for females. The more rigid growth strategy of males relative to reproduction may explain this apparent inconsistency. If the age-specific growth rate of bighorn rams is always expressed at the maximum allowed by the available resources, then those males that suffer a growth handicap early in life will be unable to compensate for it later in life. Rams that are small as lambs or yearlings therefore become

small adults (Festa-Bianchet et al. 2000). Unlike females, young males do not appear to divert resources from reproduction to growth at high population density. The rut is in autumn, after seasonal growth has ended. Even if it did not attempt to take part in the rut, a young ram would not increase its body growth, although it may increase its probability of survival (Stevenson and Bancroft 1995). The positive relationship between population size and yearly mass gain of 2-year-old ewes suggests that, unlike young males, females were able to compensate for poor early development. Consequently, the mass of adult females was little affected by population density. We suggest that beyond 2 years of age, females were able to compensate for negative density effects on early development by postponing primiparity (Jorgenson et al. 1993a; Gallant 1999) and decreasing maternal expenditure (Festa-Bianchet and Jorgenson 1998). Compensatory growth has also been found in females Ibex (Toïgo et al. 1999) and young domestic ewes underfed during early development (Oldham et al. 1999).

We expected that the effects of population density on growth would be stronger for males than for females. In many species of polygynous mammals, the large mass and rapid growth of males have been associated with greater susceptibility to diseases and parasites, starvation and predation, higher rates of heat loss and shorter life expectancy compared to females (Clutton-Brock et al. 1982). However, we did not find a stronger effect of population size at birth on the mass of males and females lambs, yearlings and 2 year-olds. This result contradicts the finding of other studies of wild ungulates where young males were more strongly affected by population density than young females (Ashley et al. 1998; Ferguson et al. 2000). Possibly, the sexual mass differences up to 2 years of age were not sufficient to cause great differences in metabolic requirements. Sexual size dimorphism in bighorn sheep

between 0 and 2 years of age is only about 10-15% at low and at high population size (unpublished data). Ruckstuhl (1998) found that ewes and males up to 2-years-old had similar foraging behaviour while 3 years-old males behaved more like adult rams; her results suggest that the energetic needs of males and females up to 2 years of age may not be very different.

Previous studies of ungulates have underlined the importance of birth mass and of early mass gain on adult mass and lifetime reproductive success (Clutton-Brock et al. 1987b; Festa-Bianchet et al. 2000; Gaillard et al. 1998a; Lindström 1999). In most ungulates, however, body growth continues for many years after weaning, often also after sexual maturity (Blaxter et al. 1982; Festa-Bianchet et al. 1996; Georgiadis 1985). Events occurring after early development have therefore ample opportunities to influence adult mass and postweaning growth (Festa-Bianchet et al. 1996; Festa-Bianchet et al. 2000; Gaillard et al. 1993c; Saether and Heim 1993). Our results suggest a direct effect of current population size on growth of yearlings of both sexes and of 2 year-old males. By switching from nursery to bachelor groups at 2 or 3 years of age (Festa-Bianchet 1991), males experienced lower population density and presumably greater forage availability because the number of males only doubled while the number of ewes more than tripled during our study (Jorgenson et al. 1998). Although, we could not detect any negative effects of high population density on mass gain for either sex beyond 2 years of age, rams were unable to compensate for the harsh conditions experienced during early development, and the negative effect of population size at birth persisted to adulthood.

Festa-Bianchet et al. (2000) suggested that the decrease in maternal care observed with the increase in population density should affect fitness of males more than fitness of females.



Increasing density, however, did not affect survival of yearlings and adult males while survival of yearling females was density-dependent (Festa-Bianchet et al. 1997; Jorgenson et al. 1997). Possibly, the density-dependent decrease in maternal care affects growth without affecting survival beyond 2 years of age, as suggested by the stronger relation between weaning mass and adult mass for males than for females (Festa-Bianchet et al. 2000) and by the stronger effect of population size at birth on body mass of adult rams than of adult ewes.

Clutton-Brock et al. (1982) suggested that the negative relationship between sexual size dimorphism and population density in red deer could be either an unavoidable consequence of higher sensitivity of males to food availability, or an adaptive strategy by which males restrain body growth when resources are scarce. Food availability in the Ram Mountain study area was probably reduced with the increase in the number of ewes: lamb survival and male horn growth decreased (Jorgenson et al. 1998; Portier et al. 1998) and age of primiparity increased (Gallant 1999). High population density also reduced body growth of lambs, yearlings and 2-year-old females. Our study therefore provides support for the physiological constraint hypothesis: rams were small at high density because their growth was limited by resource availability. The variability seen in horn and body size between populations, which has great importance for trophy ram production, probably originates more from environmental variations than from genetic factors (Geist 1971) and suggestions of an adaptive, density-dependent control of growth by males remain untested.

Mass-biased mortality could potentially affect our results in two ways. First, as pointed out by Jorgenson et al. (1998), mortality of bighorn sheep rams is affected by hunting regulations: harvest of small-horned rams (which presumably are also small-bodied) is

prohibited. Therefore, our sample of adult males may have been increasingly biased towards small ones from 4 to 6 years of age, because the largest-horned and presumably biggest rams were at greater risk of being shot than the smallest ones. This bias was probably stronger at low population density because at high population density many rams never reached the minimum horn size required by hunting regulations (Jorgenson et al. 1998). It is therefore possible that our results on the effects of population size on mass of males aged 5 and 6 years slightly underestimate the effects of population density. Secondly, Festa-Bianchet et al. (1997) reported that survival of male and female lambs and of yearling females increased with body mass at high population density. If survival of small sheep is lower at high than at low population density, then our data may underestimate the negative effects of population size on mass of adult sheep.

Neither of these two potential biases, however, is likely to affect our suggested explanation for a density-dependent reduction in sexual mass dimorphism. Furthermore, our results suggest that sex differences in growth strategies can promote divergent responses of males and females to environmental perturbations and therefore lead to phenotypic plasticity in the expression of sexual mass dimorphism. Long-term studies of the effects of population density or other environmental factors are important to understand population fluctuations and reproductive strategies of long-lived species. Future research should therefore consider the effects of winter and summer weather, and their interaction with population density, on the growth of the different sex-age classes. Our results also provide clues to the ecological circumstances that are required for the evolution of sexual size dimorphism. We suggest that

sexually dimorphic growth strategies would be more likely to evolve under conditions of resource abundance than of food scarcity.

### **1.2.5 Acknowledgements**

We thank Bill Wishart for his pivotal contribution to the Ram Mountain study. We are grateful for financial support from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Alberta Conservation Association, the Alberta Natural Resources Service, the Foundation of North American Wild Sheep, the Fonds pour la formation de Chercheurs et l'Aide à la recherche (Québec), and the Université de Sherbrooke. This research was also supported by the Challenge Grants in Biodiversity Program, Department of Biological Sciences, University of Alberta, through the joint efforts of the sportsmen of Alberta and the Alberta Conservation Association. Many students, assistants, and volunteers contributed to data collection at Ram Mountain and we are grateful to all of them.

Table 1.1 The linear relationship between the number of adult ewes (2 years of age and older) in the year of birth and body mass of male and female bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, 1974 to 1996. Regressions were performed for age classes between 0 and 7 years and for mass adjusted to the beginning (June 15 for lambs, June 5 for older sheep) and to the end (September 15) of summer. n is the number of individuals.

	Males				Females			
	n	slope	r <sup>2</sup>	p	n	slope	r <sup>2</sup>	p
Lambs								
Mass on 15 June	124	-0.02	0.03	0.041	126	-0.02	0.05	0.014
Mass on 15 Sept.	145	-0.09	0.16	0.000	134	-0.09	0.20	0.000
Yearlings								
Mass on 5 June	154	-0.09	0.12	0.000	168	-0.07	0.16	0.000
Mass on 15 Sept.	133	-0.16	0.21	0.000	152	-0.13	0.24	0.000
2-year-olds								
Mass on 5 June	110	-0.17	0.29	0.000	154	-0.16	0.30	0.000
Mass on 15 Sept.	94	-0.29	0.42	0.000	131	-0.14	0.19	0.000
3-year-olds								
Mass on 5 June	107	-0.24	0.39	0.000	138	-0.05	0.04	0.022
Mass on 15 Sept.	40	-0.29	0.32	0.000	132	-0.01	0.003	0.561
4-year-olds								
Mass on 5 June	81	-0.29	0.40	0.000	115	-0.02	0.006	0.414
Mass on 15 Sept.	18	-0.38	0.37	0.007	111	-0.03	0.01	0.278
5-year-olds								
Mass on 5 June	61	-0.27	0.39	0.000	105	-0.03	0.02	0.196
Mass on 15 Sept.*	-	-	-	-	95	0.008	0.001	0.795
6-year-olds								
Mass on 5 June	53	-0.33	0.47	0.000	91	-0.09	0.08	0.006
Mass on 15 Sept.*	-	-	-	-	88	-0.05	0.04	0.057
7-year-olds								
Mass on 5 June	26	-0.22	0.31	0.003	87	-0.07	0.07	0.011
Mass on 15 Sept.*	-	-	-	-	82	-0.02	0.006	0.486

\* Insufficient number of males

Table 1.2 ANCOVA comparing the number of ewes in the year of birth and body mass adjusted to June 5 and September 15 for bighorn sheep aged between 0 and 7 years on Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. Body mass is the dependent variable, sex is a factor and number of ewes is a covariate. n is the total number of individuals, males and females, included in the analysis. Sex was coded 0 for females and 1 for males.

Age	Term	Mass on 5 June			Mass on 15 Sept.		
		n	r <sup>2</sup>	p	n	r <sup>2</sup>	p
Lambs							
	Model	250	0.05	0.009	279	0.23	0.000
	Number of ewes			0.002			0.000
	Rejected terms						
	Sex			0.747			0.190
	Sex X Number of ewes			0.987			0.918
Yearlings							
	Model	322	0.27	0.000	285	0.40	0.000
	Number of ewes			0.000			0.000
	Sex			0.002			0.000
	Rejected terms						
	Sex X Number of ewes			0.512			0.256
2-year-olds							
	Model	264	0.45	0.000	225	0.55	0.000
	Number of ewes			0.000			0.000
	Sex			0.000			0.000
	Sex X Number of ewes <sup>a</sup>			-			0.000
	Rejected terms						
	Sex X Number of ewes <sup>b</sup>			0.588			
3-year-olds							
	Model	245	0.66	0.000	172	0.67	0.000
	Number of ewes			0.000			0.000
	Sex			0.000			0.000
	Sex X Number of ewes			0.000			0.000

4-year-olds						
Model	196	0.75	0.000	129	0.65	0.000
Number of ewes			0.000			0.000
Sex			0.000			0.000
Sex X Number of ewes			0.000			0.001
5 to 7 year-olds <sup>c</sup>						
Model	- <sup>c</sup>	- <sup>c</sup>	0.000	- <sup>d</sup>	- <sup>d</sup>	- <sup>d</sup>
Number of ewes			0.000			
Sex			0.000			
Sex X Number of ewes			0.000 <sup>c</sup>			

<sup>a</sup> Refers to mass on September 15 only

<sup>b</sup> Refers to mass on June 5 only

<sup>c</sup> Results found for 5 (n = 166, r<sup>2</sup> = 0.77), 6 (n = 145, r<sup>2</sup> = 0.81) and 7 (n = 113, r<sup>2</sup> = 0.81) years old are the same except for Sex X Number of ewes p value at 7 years old (p = 0.022).

<sup>d</sup> Insufficient number of males

Table 1.3 Regression analysis of the number of adult ewes and sexual mass dimorphism (the percentage of mass by which males are larger than females) calculated between 1974 and 1996 for bighorn sheep aged from 0 to 7 years old at Ram Mountain, Alberta. n is the number of cohorts included in the analysis.

	n	slope	r <sup>2</sup>	p
Lambs				
Mass on June 15	14	-	0.006	0.785
Mass on Sept. 15	17	-	0.04	0.421
Yearlings				
Mass on June 5	21	-	0.005	0.756
Mass on Sept. 15	18	-	0.03	0.510
2-year-olds				
Mass on June 5	18	-	0.04	0.444
Mass on Sept. 15	16	-0.34	0.42	0.007
3-year-olds				
Mass on June 5	16	-0.37	0.48	0.003
Mass on Sept. 15	9	-0.49	0.63	0.010
4-year-olds				
Mass on June 5	13	-0.59	0.56	0.003
5-year-olds				
Mass on June 5	12	-0.43	0.58	0.004
6-year-olds				
Mass on June 5	13	-0.47	0.29	0.056
7-year-olds				
Mass on June 5	7	-0.31	0.65	0.028

Table 1.4 Partial correlation between seasonal and yearly mass changes of bighorn sheep and the number of ewes in the current year, controlling for individual body mass in June for yearly and summer gain and for body mass in September for winter loss. For males older than 3 years old, the number of males in the population was used as a measure of population size. The results of tests comparing correlation coefficients are represented by the probability  $p_c$  for cases when at least one correlation coefficient was significant. The negative relationships between winter loss and current population size represent increasing mass loss during high density years.

Mass changes	Age	Males			Females			t test
		n	r	p	n	r	p	$P_c$
Yearly gain	0	47	-0.38	0.008	50	-0.45	0.001	0.681
	1	98	-0.44	0.000	126	-0.50	0.000	0.610
	2	86	-0.25	0.021	127	0.21	0.017	0.001
	3	57	-0.08	0.562	101	0.16	0.113	-
	4	49	0.18	0.205	93	-0.01	0.918	-
Winter loss	0	50	-0.39	0.005	57	-0.28	0.031	0.541
	1	90	-0.31	0.003	117	-0.26	0.004	0.681
	2	73	-0.16	0.177	108	0.15	0.125	-
	3	24	0.29	0.145	98	0.11	0.279	-
	4*	-	-	-	89	0.05	0.665	-
Summer gain	0	81	-0.31	0.004	76	-0.41	0.000	0.477
	1	129	-0.37	0.000	140	-0.38	0.000	0.912
	2	88	-0.23	0.027	125	-0.08	0.389	-
	3	37	0.05	0.745	126	0.01	0.921	-
	4*	-	-	-	106	-0.15	0.126	-

\* Insufficient number of males



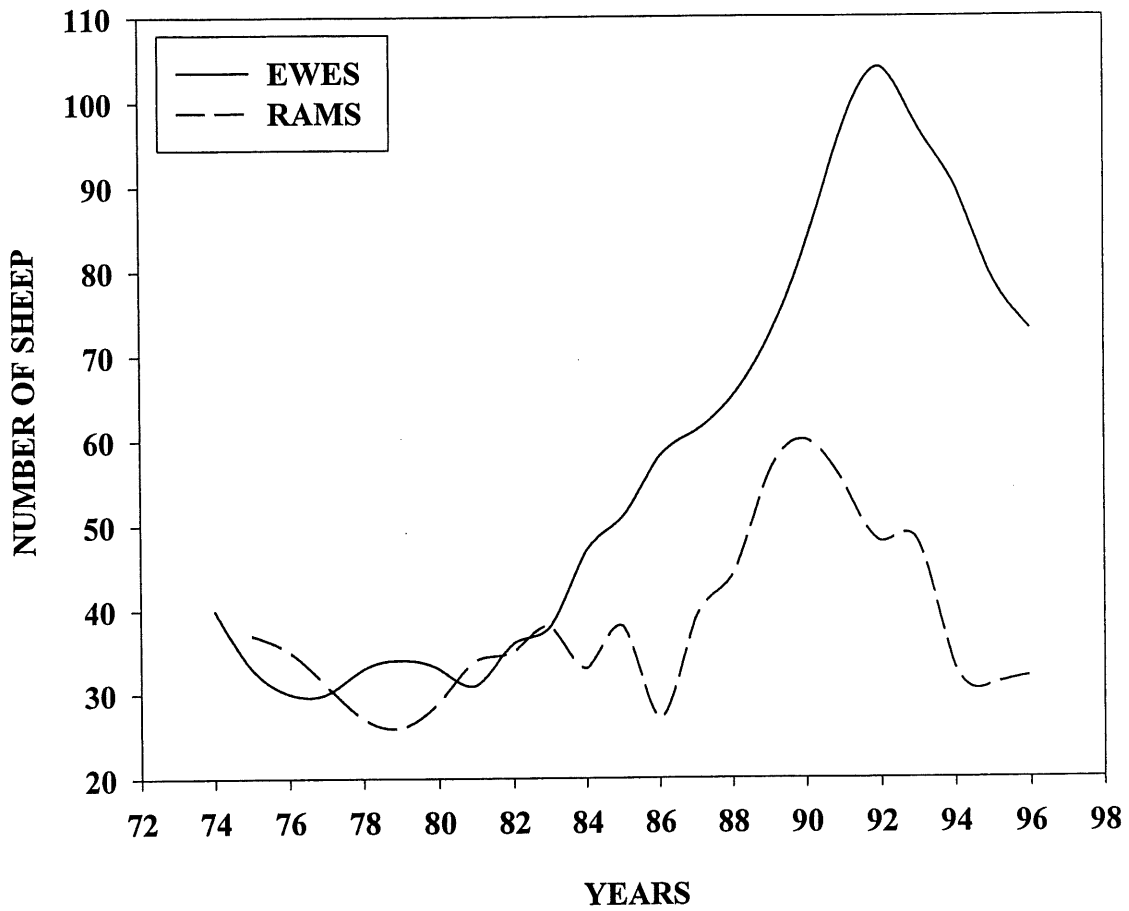


Figure 1.1 Number of bighorn sheep ewes 2 years of age and older and rams 3 years of age and older on Ram Mountain, Alberta, Canada, from 1974 to 1996.

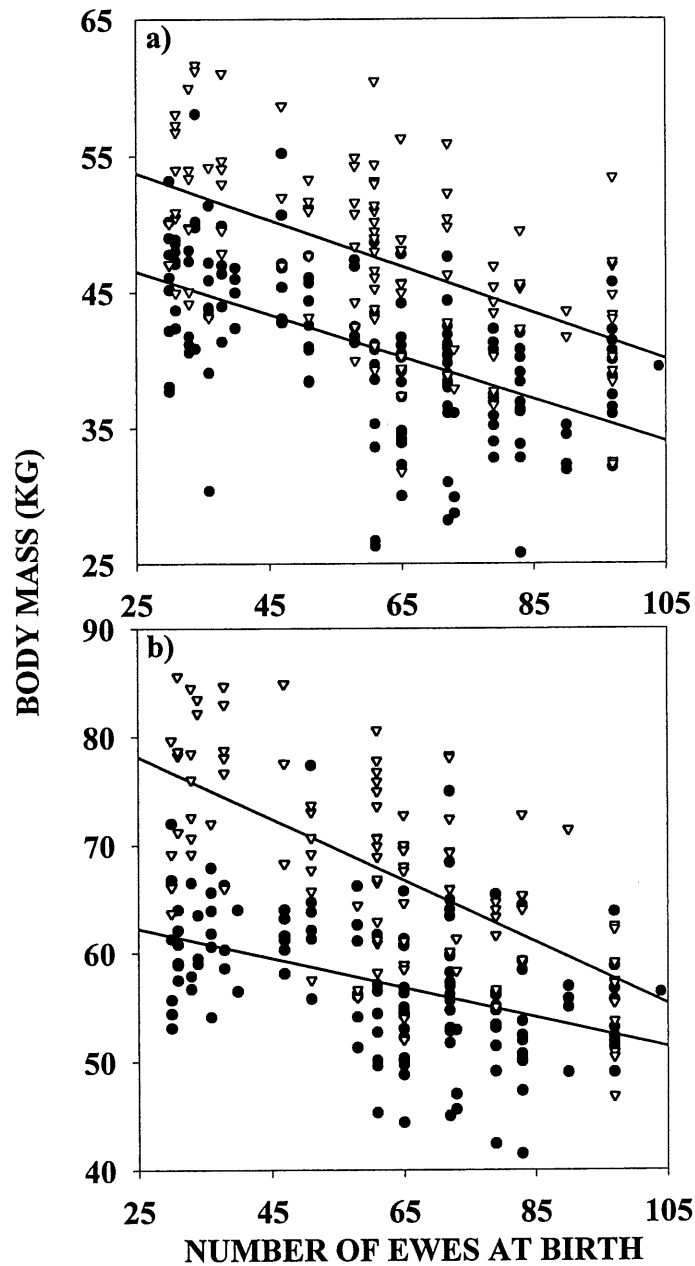


Figure 1.2 Relationship between the number of adult bighorn ewes in the year of birth and body mass of males (open triangles) and females (closed circles) at Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. a) 2-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.16x + 50.44$ , males:  $y = -0.17x + 58.12$ . b) 2-year-olds, mass adjusted to Sept. 15. Females:  $y = -0.14x + 65.65$ , males:  $y = -0.29x + 85.31$ . c) 3-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.05x + 51.68$ , males:  $y = -0.24x + 77.13$ . d) 4-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.02x + 54.01$ , males:  $y = -0.29x + 90.42$ .

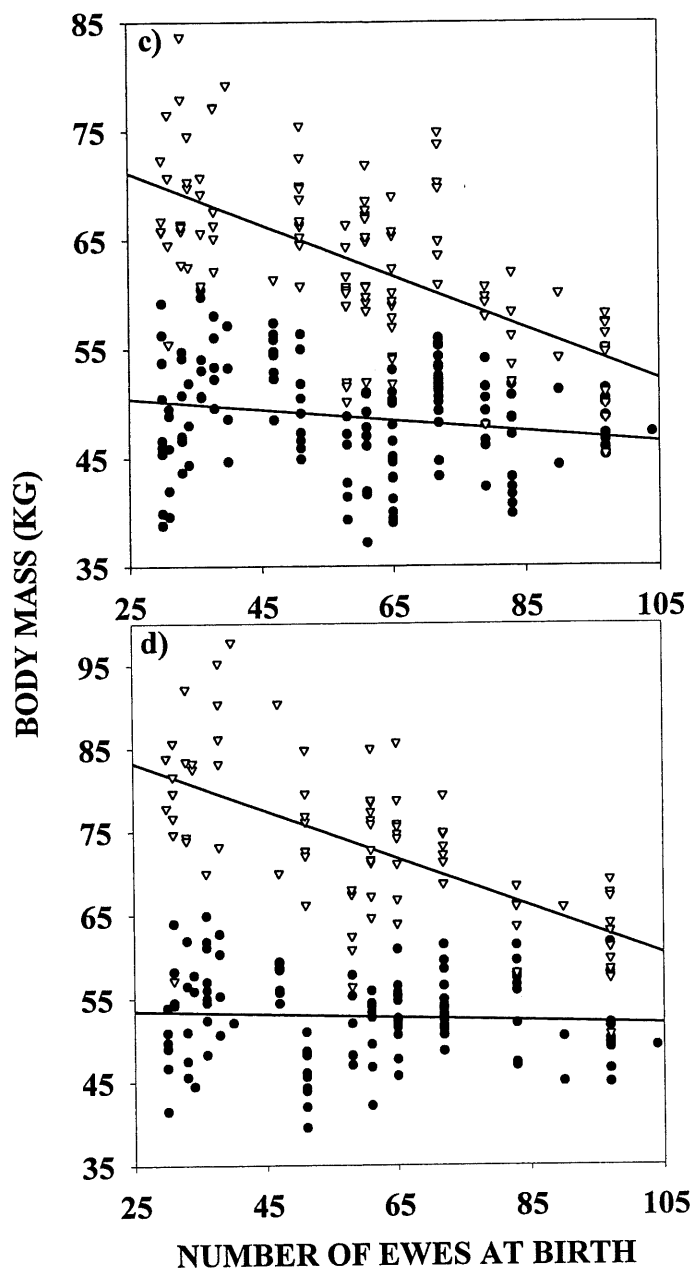


Figure 1.2 Relationship between the number of adult bighorn ewes in the year of birth and body mass of males (open triangles) and females (closed circles) at Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. a) 2-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.16x + 50.44$ , males:  $y = -0.17x + 58.12$ . b) 2-year-olds, mass adjusted to Sept. 15. Females:  $y = -0.14x + 65.65$ , males:  $y = -0.29x + 85.31$ . c) 3-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.05x + 51.68$ , males:  $y = -0.24x + 77.13$ . d) 4-year-olds, mass adjusted to June 15. Females:  $y = -0.02x + 54.01$ , males:  $y = -0.29x + 90.42$ .

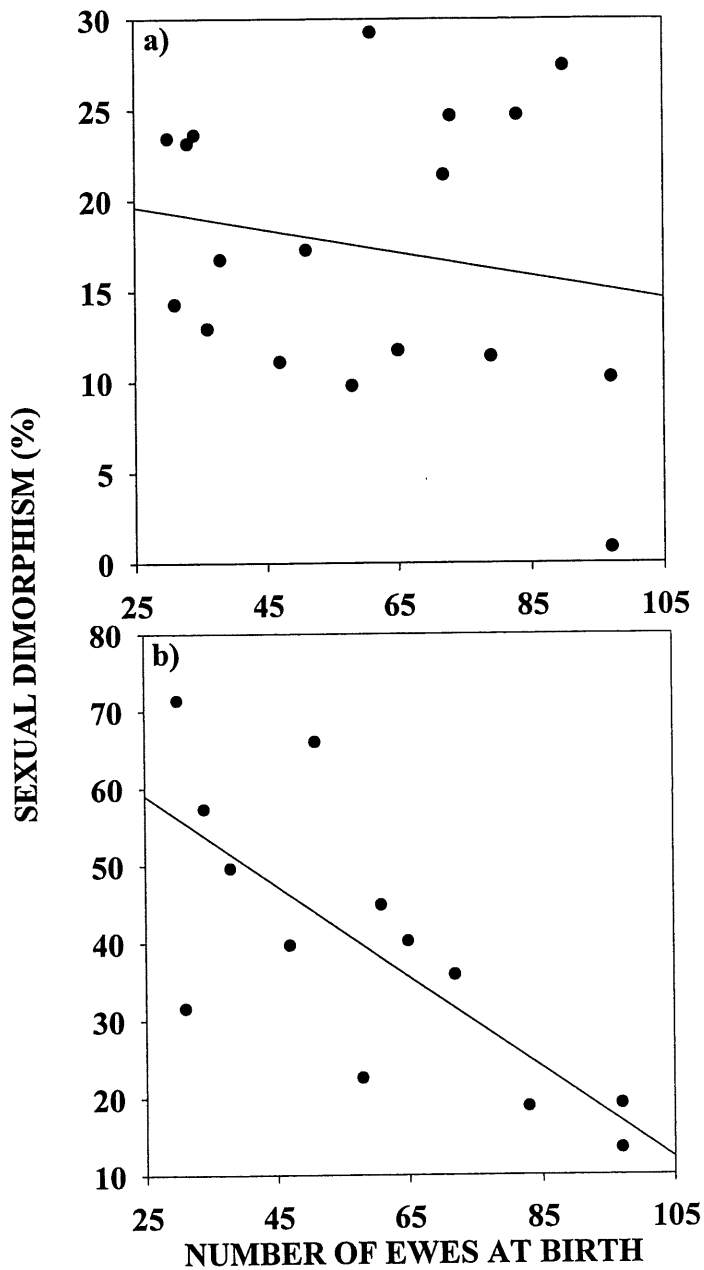


Figure 1.3 Relationship between sexual mass dimorphism (the percentage of mass by which males are larger than females) and the number of adult bighorn ewes at birth at Ram Mountain, Alberta, 1974-1996. *n* indicates the number of cohorts. a) 2-year-olds, mass adjusted to June 15, *n* = 18. b) 4-year-olds, mass adjusted to June 15, *n* = 13.

## CHAPITRE 2

### EFFETS DE LA DENSITÉ ET DU CLIMAT SUR LA MASSE CORPORELLE ET LES CHANGEMENTS SAISONNIERS DE MASSE DU MOUFLON D'AMÉRIQUE

#### 2.1. RÉSUMÉ DU DEUXIÈME ARTICLE

Dans ce deuxième article intitulé « Effects of population density and weather on body mass and seasonal mass changes of bighorn sheep (*Ovis canadensis*) », j'ai utilisé à nouveau la base de données de la population de Ram Mountain pour déterminer si le climat avait un effet sur la masse corporelle et les changements en masse des mouflons d'Amérique de différentes classes de sexe et d'âge. Les données sur la température et les précipitations ont été récoltées pendant plus de 20 ans à la station météorologique de Nordegg et m'ont été fournies par Environnement Canada. La disponibilité de cette banque de données, combinée à celle de Ram Mountain, me donnait donc l'opportunité unique d'étudier les relations entre le climat, la densité et la croissance pour des années de haute et de basse densité, et pour un large éventail de conditions climatiques. Par ailleurs, des effets du climat ainsi que des interactions densité-climat sur la survie des agneaux avaient été observés par Portier et al. (1998). Je m'attendais donc à détecter des effets du climat sur la croissance beaucoup plus importants à haute qu'à basse densité de population. Une étude détaillée des effets du climat sur la croissance est importante puisqu'elle nous permet de mieux comprendre les stratégies de survie et de reproduction des animaux sauvages. Elle apporte également aux gestionnaires de la faune des connaissances sur l'ensemble des facteurs pouvant affecter la dynamique des populations de grands mammifères, leur permettant ainsi de gérer ces populations de façon durable.

Les résultats démontrent que les conditions climatiques qui prévalent lors de la gestation ont un effet à court terme sur la masse des agneaux et des jeunes de un an probablement par un effet indirect sur la condition de la mère. Cependant, aucun effet de la température et des précipitations à la naissance n'était apparent pour les mâles et les femelles adultes ce qui

suggère un effet limité aux jeunes. Les jeunes nés après un hiver doux étaient plus gros en juin que ceux nés après un hiver froid. De plus, les agneaux nés après un printemps chaud et pluvieux étaient plus pesants en septembre que ceux nés après un printemps froid et sec. Les variations saisonnières du climat ont aussi affecté directement les changements de masse en été et en hiver de toutes les classes d'âge et de sexe. Les agneaux et les femelles adultes ont gagné plus de masse en été lorsque les températures étaient chaudes et que les précipitations étaient élevées. Les jeunes de un an ont été affectés positivement par les températures chaudes en été alors que les mâles adultes ont gagné moins de masse lorsque les conditions étaient pluvieuses pendant cette même période. Les agneaux et les mâles et femelles adultes ont perdu moins de masse en hiver lorsque les températures étaient élevées tandis que la perte de masse des jeunes de un an et des femelles adultes était affectée négativement par la quantité de précipitation de neige. Les températures et les précipitations hivernales ont eu un effet sur la perte de masse en hiver, bien que celle-ci soit régulée par des mécanismes biologiques adaptatifs qui consistent à diminuer le métabolisme et les taux d'ingestion de nourriture. Le fait que le gain de masse puisse augmenter pendant les années où les conditions climatiques sont favorables laisse supposer que les effets des mauvaises conditions hivernales peuvent être ponctuels et limités dans le temps. Les changements de masse pendant l'été semblent être reliés en partie à la qualité de l'habitat, même si le facteur le plus important pour le gain de masse en été semble être la masse absolue au début de la saison de croissance. La capacité de croissance compensatoire des animaux les plus petits comparativement aux plus gros est un mécanisme naturel essentiel à la survie dans des milieux où les fluctuations du climat sont importantes. Mes résultats rejoignent ceux d'autres études et soulignent l'importance du climat printanier et hivernal pour la croissance des ongulés des milieux nordiques. Je suggère donc que les gestionnaires incluent dans leurs modèles de dynamique des populations un effet stochastique du climat l'année en cours.

**2.2. EFFECTS OF POPULATION DENSITY AND WEATHER ON BODY MASS AND SEASONAL MASS CHANGES OF BIGHORN SHEEP (*OVIS CANADENSIS*)**

**Mylène LeBlanc, Marco Festa-Bianchet and Jon T. Jorgenson**

*Groupe de recherche en écologie, nutrition et énergétique, Département de biologie,*

*Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1*

Corresponding author:

Marco Festa-Bianchet

Département de biologie

Université de Sherbrooke

Sherbrooke, Québec, Canada, J1K 2R1

Tél: (819)821-7061

Fax: (819)821-8049

[mbianche@courrier.usherb.ca](mailto:mbianche@courrier.usherb.ca)

Present address of JTJ: Alberta Department of Environmental Protection, Natural Resources Service, Suite 201, 800 Railway Avenue, Canmore, AB, Canada, T1W 1P1

M. LeBlanc, M. Festa-Bianchet, and J. T. Jorgenson: Effects of density and weather on body mass and seasonal mass changes of bighorn sheep (*Ovis canadensis*)

**Abstract:** Body mass affects survival, fecundity, longevity and reproductive success of wild ungulates and is therefore an important factor affecting population dynamics. We investigated how weather and population density affected growth and body mass of bighorn sheep using long-term data from a marked population where density was experimentally manipulated. We distinguished long term effects of weather and density during early development on body mass from short-term effects of weather on summer mass gain and winter mass loss of different age classes. Lambs and yearlings born after warm winters were heavier in June than those born after cold winter. Rainy and warm springs increased body mass of lambs in September but we found no long-term effect of weather in the year of birth on adult mass. Mild spring weather increased summer mass gain of lambs and adult females. Summer temperature improved summer mass gain of yearlings while summer precipitation decreased summer mass gain of young adult males. Lambs, adult males and adult females lost more mass during cold winters than during warm ones. Snowfall increased winter mass loss of yearlings and adult females. No interactions between weather and population density were found. Our results suggest that seasonal fluctuations of climate, likely acting through forage availability and thermoregulation and locomotion costs, probably impose constraints on northern ungulates. We therefore suggest that wildlife managers include stochastic variation of climate in population dynamic models.



### 2.2.1 Introduction

In large mammals, body mass can affect population dynamics through its effects on survival, age at first reproduction, fertility, and longevity (Albon et al. 1983b; Clutton-Brock et al. 1982; Festa-Bianchet 1998; Loison and Langvatn 1998). A better understanding of the factors affecting body mass is therefore necessary to understand population fluctuations (Klein 1970) and reproductive strategies of wildlife (Albon et al. 1987; Langvatn and Albon 1986; Post and Stenseth 1998) which are key concerns for wildlife managers. Among the factors affecting body size of wild ungulates, population density and weather have received most attention (Albon et al. 1987; Clutton-Brock et al. 1982; Clutton-Brock et al. 1987b; Langvatn and Albon 1986; Leberg and Smith 1993; Portier et al. 1998). Although climate is usually considered as a density-independent variable, several authors have proposed that weather and density may interact in affecting life-history traits and eventually, population dynamics (Fowler 1987; Mech et al. 1987; Skogland 1985). The study of these factors and their interaction is therefore of great interest from both applied and theoretical viewpoints. Picton (1984) and Sinclair (1989) argued that the effect of climate should be more evident when populations are near their ecological carrying capacity. For example, Portier et al. (1998) reported that juvenile survival in bighorn sheep was related to spring and winter temperature only when population density was high while spring temperature and precipitation affected positively survival independently of population density. Here we will use 22 years of data on marked bighorn sheep to explore how weather and population density can affect growth and body mass of wild ungulates.

To understand the relative effects of density-dependent and density-independent factors on population dynamics of ungulates, long-term data on natural populations are essential. The Ram Mountain data base on wild bighorn is unique among ungulates studies because of the availability of repeated measurements of body mass of marked animals. Caughley (1981) and Sinclair (1989) underlined the necessity of experimental manipulation of population density to investigate density-dependent effects on population dynamics. The density of the Ram Mountain population was experimentally manipulated during the study: the number of ewes was kept low by yearly removals from 1972 to 1980, then allowed to increase. After the cessation of removals, the number of ewes more than tripled (Jorgenson et al. 1993b) allowing us to investigate the effects of weather under different levels of density. Furthermore, repeated captures each year allowed us to adjust individual body mass to the beginning and to the end of the summer, thus separating the effects of winter weather on mass loss during winter from the effects of spring and summer weather on mass gain during summer.

We expected a direct negative effect of cold temperature and snowfall during the winter preceding birth on body mass of lambs and yearlings because of the potential effects of winter weather on maternal energy requirements (Verme 1977). Spring precipitation and temperature in the year of birth were expected to have a positive effect on body mass of lambs and yearlings by affecting primary production. Environmental conditions can have a persistent influence on body mass through effects on early development (Post and Stenseth 1999). We therefore expected a long term effect of winter and spring weather on body mass of adult males and females. Weather can also act directly on seasonal mass changes (Miura and Maruyama 1986). We expected a negative influence of harsh winter conditions and a positive

influence of mild spring and summer climate in the current year on seasonal mass changes of lambs, yearlings and adults. We hypothesised that increasing population density would intensify the effects of all weather variables because forage availability at Ram Mountain was probably lower at high than at low population density, as suggested by lower lamb and yearling survival (Jorgenson et al. 1997; Portier et al. 1998), decreased horn growth of young males (Jorgenson et al. 1998) and increased age of primiparity (Gallant 1999; Jorgenson et al. 1993a).

### **2.2.2 Material and Methods**

#### **STUDY AREA AND BIGHORN SHEEP POPULATION**

We studied bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta, Canada, from 1974 to 1996. Ram Mountain (52° N, 115°W) is a mountainous isolated outcrop situated at about 30 kilometres east of the Rocky Mountain range. Sheep used about 38 km<sup>2</sup> of alpine and subalpine habitat at elevations ranging from 1700 to 2200 m.

Since 1971, between May and October each year, sheep were captured in a corral trap baited with salt. Females were marked with canvas or plastic collars, males with Allflex plastic ear tags and lambs with Ketchum metal ear tags with attached coloured strips of Safeflag plastic. In most years, over 95 % of the population was individually marked; unmarked sheep were mostly lambs or yearlings. More than 80 % of lambs were caught and marked in the year of birth. Mothers were identified from suckles and associations with marked ewes for about 90 % of lambs (Jorgenson et al. 1993b).

Most ewes were captured 2-5 times each summer, but many rams were caught only once a year because they seldom came to the trap after mid-July. Captured sheep were weighed if they had not been processed for at least three weeks. Body mass was recorded to the nearest 250 g with a Detecto spring scale whose accuracy was checked monthly with known weights. The body mass of bighorn sheep undergoes wide annual fluctuations (Festa-Bianchet et al. 1996). When multiple captures were available, we calculated individual growth rate and adjusted body mass of individual sheep to June 5 and September 15, to approximate mass at the beginning and at the end of the growing season. The body mass of lambs was adjusted to June 15, because the mass of some lambs adjusted to June 5 was less than the average birth mass of bighorn sheep (Hogg et al. 1992). Because most males older than 3 years were only caught once a year, mass on September 15 was seldom available for adult males. More details about mass adjustment are described in Festa-Bianchet et al. (1996).

We censused sheep at the trap and during ground searches of the study area. The probability of not seeing a marked sheep in a given year was very low: 0.5% for ewes and 5% for rams (Jorgenson et al. 1997). Population density was experimentally manipulated from 1972 to 1981 by yearly removals of adult ewes (Jorgenson et al. 1993b). During this period, population size was low with an average of 35 ewes aged 2 years and older. A three-fold increase in number of adult ewes followed the cessation of removals, peaking at 104 in 1992 and then decreasing to 73 by 1996. Changes in population density over the years did not affect the size of the geographic range of the population because females have very traditional area-use patterns (Festa-Bianchet 1986; Geist 1971). Population size and population density were therefore equivalent. As in previous studies of this population (Festa-Bianchet and

Jorgenson 1998; Portier et al. 1998), we used the number of adult ewes in June of each year as a measure of population size. We compared body mass and mass changes to two measures of population size. We expected that population size in the year of birth may have a long-term effect on individual development through effects on forage availability and maternal condition during early development. We also expected that population size in a given year would affect mass changes of sheep of all ages in that year. We therefore used “population size at birth” to assess the long-term effects of density on body mass and “current population size” to assess direct effects of density on seasonal mass changes.

#### WEATHER DATA

Environment Canada provided weather data between 1974 and 1996 from the Nordegg meteorological station. The station is situated about 20 km west of Ram Mountain at 1326 m elevation (i.e. 400 to 700 m lower than the study site). Daily maximum was chosen to measure variation in temperature between years, because it was least likely to be affected by temperature inversion. The Nordegg station is in a valley, therefore temperature inversions were possible, particularly during winter. Three measures of precipitation were also available: rain, snow precipitation and total precipitation.

To examine the effects of weather on mass and mass changes, we first selected those variables that would be most likely to affect body mass and seasonal mass changes. In a multiple regression, the fact that an independent variable is significant does not mean that it is important for the biology of the studied species, and that there is a causal relationship between the two variables. This is why we based our choice on earlier studies (Portier et al. 1998) and

on *a priori* hypotheses, to avoid the potential type I error resulting from too many comparisons of mass data to a series of weather variables. In temperate habitats, primary production and plant phenology are strongly affected by spring weather (Langvatn and Albon 1986; Post and Stenseth 1999). In the alpine ranges of Alberta, plant growth peaks in mid-June (Festa-Bianchet 1988). We therefore calculated the average daily maximum temperature and total precipitation from May 15 to June 15 each year. We then compared spring weather in the year of birth to body mass at the beginning and at the end of the growing season. We also related spring weather to summer mass gain. We calculated average temperature and total precipitation between July 1 and September 15 to see if summer weather affected mass gain. For summer variables, only 20 years of data were available because of gaps in weather data in 1975 and 1983.

We compared winter climate (average maximum temperature and total snowfall between December 1 and March 31) to body mass adjusted to June 5 (June 15 for lambs) and to mass loss from September 15 to the following June 5.

#### DATA ANALYSIS

Summer mass gain was calculated as the difference between mass in September and mass in June of the same year (Festa-Bianchet et al. 1996). Similarly, winter mass loss was obtained by subtracting mass in September one year from mass in June the following year. Within a sex-age class, however, mass changes were often correlated with individual mass at the beginning (for summer gain) or at the end (for winter loss) of the summer (Festa-Bianchet et al. 1996). To remove the effect of absolute mass on mass changes we first performed a

linear regression of mass gain during summer on body mass in June and of mass loss during winter on body mass in September for all sheep of the same sex and age. We then used the residuals of these regressions to measure summer mass gain and winter mass loss.

We used multiple regressions to test for associations between variables. Additive effects of density, climate and sex as well as the interactions between density and weather, density and sex and sex and weather were included in the analyses. Interactions were defined as a product of the two variables using the GLM procedure in SPSS for PC (SPSS 1997). Interactions were removed if they were not significant at the 0.05 level. Other variables were removed one at a time starting from the least significant until all the variables left in model were significant.

For analyses of body mass adjusted to June 5 (yearlings and adults) or June 15 (for lambs), the weather variables examined were winter and spring temperature and precipitation before birth. For body mass adjusted to September 15, we used spring and summer temperature and spring and summer precipitation. For these analyses, we also included the number of ewes in the year of birth and, for lambs and yearlings, sex, coded 1 for females and 2 for males.

For analyses of summer mass gain, we used spring and summer temperature and spring and summer precipitation in the current year. For winter mass loss, only winter temperature and precipitation in the current year were used. The number of ewes in the current year and sex (only for lambs and yearlings) were also included in the regression.

September mass of ewes that reproduced as 2-year-olds was negatively affected by their reproductive status and their lambs were lighter than the lambs of older ewes (Festa-Bianchet

et al. 1995). These ewes and their lambs were therefore excluded from analyses. Males orphaned by ewes removals in 1972-1980 were also excluded from all analyses because they were lighter than non-orphan (Festa-Bianchet et al. 1994). Statistical analyses were performed with SPSS for PC (SPSS 1997). All probability values are two-tailed unless otherwise specified, with  $\alpha = 0.05$ .

### 2.2.3 Results

Body mass of lambs on June 15 decreased with increasing population size and increased with temperature in the winter preceding birth. These variables, however, explained only 8% of the variation in body mass (Table 2.1). For yearlings, the same variables weakly affected mass on June 5, and sex also had a significant effect, males being heavier than females by 4 kg. For body mass adjusted to September 15, number of ewes, sex, spring temperature, and spring precipitation had significant effects for lambs while only sex and population density affected body mass of yearlings (Table 2.1). Male lambs were heavier than female lambs by only 2 kg while yearlings males were heavier than yearlings females by 6 kg (Table 2.2). Spring temperature and precipitation were positively correlated with lamb mass on September 15, probably through their positive effect on summer mass gain (Table 2.2). Summer mass gain of yearlings increased with summer temperature. Lambs lost less mass during warm than during cold winters while yearlings lost more mass during snowy winters than during dry ones. Seasonal mass changes of lambs and yearlings were negatively affected by the current number of ewes (Table 2.2). Sex did not affect winter mass loss by lambs, but yearling males lost more mass (1 kg) than yearling females (Table 2.2). In general, the effects of the climatic



variables on body mass of lambs and yearlings were very weak: an increase in one degree Celsius in winter temperature and spring temperature increased body mass by 330 g. Summer gain and winter loss were also weakly affected by climate and their effects varied from 6 g to 96 g of variation in body mass for every increase in temperature (1 °C) or precipitation (1 mm).

Body mass of adult males and females on June 5 and September 15 was not affected by weather variables but was strongly affected by age (Table 2.1). Every year of age increased body mass of males by 15 kg, and body mass of females by only 4 kg. Population density also strongly affected body mass of males in June 5 and in September 15. The effect of population density on body mass of females varied negatively with age for females. Summer mass gain of adult females increased with spring precipitation but the effect was very weak (Table 2.2). Summer mass gain of adult males decreased slightly with summer precipitation (Table 2.2). Adults of both sexes lost more mass during cold winters than during warm ones but again, the effect was relatively weak, each degree Celsius increasing mass loss by only 90 g (Table 2.2). Adult females also lost more mass during snowy winters than during dry ones. Population size did not affect seasonal mass changes of adult females but was negatively and weakly correlated with summer mass gain of adult males.

There were no interaction effects between density and weather, sex and density, or sex and weather. Contrary to our expectations, the effects of weather were not accentuated by high population density. The effects of weather did not change with sex, and population density had no differential effect on males and females lambs and yearlings.

Our highly significant results should be interpreted carefully, because sample size was very large and influenced to some extent by pseudoreplication. As it can be observed in tables 2.1 and 2.2, even if highly significant, the effects of weather variables remained very small, probably because population density accounted for most of the variation seen in body mass and seasonal mass changes (see chapter 1).

#### **2.2.4 Discussion**

Our research suggests that weather conditions can affect seasonal mass changes and body mass of bighorn sheep independently of population density. Seasonal mass changes varied according to weather variables, and we also found a weak effect of weather while *in utero* on mass of lambs and yearlings. Contrary to what has been suggested by other studies (Loison and Langvatn 1999; Post and Stenseth 1999), our results do not indicate that weather during early development has any impact on adult body mass. We did find, however, that weather can influence the seasonal mass changes of adult bighorns.

Weather conditions in the year of birth affected mass of lambs and yearlings in June and mass of lambs in September. Mech et al. (1987) proposed that weather could influence growth and mass of juveniles through its effects on maternal condition and mass, which may affect energy allocation to the foetus, maternal care and milk production. Because most foetal growth takes place in late gestation (Verme 1963), weather during late gestation could influence energy allocation from mother to foetus and therefore affect prenatal growth and birth mass (Clutton-Brock and Albon 1983; Mech et al. 1987). Cold winter weather and deep snow cover could increase the cost of thermoregulation and locomotion (Chappel and Hudson

1978; Stelfox 1976) while warm spring weather may reduce the energetic costs of thermoregulation of pregnant females and improve their nutritional plane (Albon et al. 1983a), allowing for more resources to be diverted to late fetal growth and early lactation. Spring precipitation and temperature can also affect the timing and amount of vegetation growth, which may affect the ability of mothers to produce milk (Festa-Bianchet 1988) and therefore the amount of summer mass gain by lambs. Spring weather and juvenile mass in ungulates are often correlated, although the direction of correlations varies from one ecosystem to another. For example in roe deer (*Capreolus capreolus*), precipitation in April-May and temperature in June-July were negatively correlated with winter mass of fawns, and heavy rainfall during late gestation was negatively correlated to early growth (Gaillard et al. 1993b; Gaillard et al. 1996). Albon et al. (1983), on the other hand, found a positive influence of spring temperature on birth mass of red deer (*Cervus elaphus*).

Weather while *in utero* appeared to only affect mass of lambs and yearlings, because no long-term effect of weather during late gestation and early development were detected on adult mass. This result contrasts with Post and Stenseth (1999) who found that body mass of red deer, moose (*Alces alces*) and Soay sheep (*Ovies aries* L.) of all ages was related to the North Atlantic Oscillation (NAO) when *in utero*. Loison and Langvatn (1998) also found a long-term effect of winter temperature on body mass of red deer. In our study population, the effects of weather on body mass were much weaker than the effects of population density, possibly explaining why adult mass was not affected by weather. For males, the effect of density in the year of birth alone could explain as much as 47 % of variation in adult mass (see chapter 1). For adult females, however, the effect of density on body mass was weak. Gallant

(1999) found that mass before primiparity, mass changes during the year of first reproduction, and age at primiparity influenced adult mass of Ram Mountain bighorn ewes. For both sexes, age is an important determinant of adult mass (Table 1), and body mass one year also greatly influence body mass the year after (Festa-Bianchet et al. 1996).

Summer mass gain of lambs was explained partly by spring weather, probably through an effect on maternal condition. Indeed, summer mass gain of adult ewes increased with spring precipitation, supporting the hypothesis that seasonal mass changes are related to forage availability. Mothers need access to forage with a high protein content to produce milk, which is important for lamb growth and survival (Berger 1979; Festa-Bianchet 1988). Spring weather also affects winter survival of lambs (Portier et al. 1998), likely through its effects on summer vegetation growth that determines body mass at the onset of winter. Lamb mass in September affects winter survival (Festa-Bianchet et al. 1997). Contrary to lambs, summer mass gain by yearlings was affected by summer temperature rather than spring weather. Other studies of ungulates have reported a relationship between body mass and summer range condition (Reimers 1983a). Mean autumn carcass mass in moose, for example, was influenced by summer temperature and summer precipitation (Saether 1985) and mass of reindeer (*Rangifer tarandus*) calves was affected by temperature during summer (Helle and Kojola 1994). Warm summer temperature could influence growth rate and phenology of plants and therefore influence quality and quantity of available food (White 1983). Yearlings do not nurse and depend on vegetation quantity and quality to accumulate mass during summer (Geist 1971). Possibly, the causal relationships between climate and body mass vary among age classes. In alpine ranges, forage protein content increases rapidly in early June,

peaks in July and declines during late summer (Festa-Bianchet 1988). Summer mass gain of yearlings may increase with summer temperature through a reduction in thermoregulatory costs rather than by a direct effect of vegetation quality.

As expected, winter temperature and precipitation affected winter mass loss of all ages. Stelfox (1976) reported greater winter mass losses, higher lambs mortality and greater lungworm (*Protostrongylus* spp.) infections following severe winters in bighorn sheep. However, Portier et al (1998) reported that winter survival of lambs was unrelated to winter temperature or snowfall. Festa-Bianchet et al (1997) reported that September mass was a better predictor of lamb survival than June mass, summer mass gain or winter mass loss. In temperate ungulates, seasonal fluctuations in body mass are partly regulated by adaptive physiological and behavioural mechanisms, including lower intake rates and decreased metabolism during winter (Chappel and Hudson 1978; Parker et al. 1993). Miura and Maruyama (1986) reported that the principal cause of winter mass loss in Japanese serow (*Capricornis crispus*) was probably voluntary reduction of food intake. In bighorn sheep, mass at the beginning of the summer and at the beginning of the winter also influences summer gain and winter loss (Festa-Bianchet et al. 1996). Small individuals can gain more mass during summer or loose less mass during winter than large individuals. Compensatory mass gain during summer may limit the effect of harsh winter conditions to a short period and is possibly an adaptation for survival in variable environments. Winter weather may not influence survival directly, but act more on the reproductive success of wild ungulates by affecting energy allocation from mother to foetus.

Weather is usually considered a density-independent variable, but it has often been suggested that its effects on population dynamics of ungulates could be stronger at high density (Fowler 1987; Skogland 1985). Helle and Kojola (1994) reported that the negative effects of high summer temperature on body mass of semidomesticated reindeer calves disappeared when much supplemental feeding was provided. Skogland (1985) also reported stronger effects of severe weather on recruitment of wild reindeer at high population densities. Contrary to our expectation, however, we could not detect any interactions between population density and climate. This result was surprising considering that body mass affects lamb survival (Festa-Bianchet et al. 1997) and that population density increases the effects of spring and winter temperatures on neonatal survival in the same population (Portier et al. 1998). The absence of an interaction between weather and density may be due to the use of mass residuals in the analyses. When we used unadjusted summer mass gain and winter mass loss, however, weather-density interaction remained not significant, except for summer mass gain of lambs where the interaction between population size and spring precipitation was weak but significant ( $\beta=0.0005$ ,  $p=0.001$ ).

In species where males are larger than females, males are usually more affected than females by changes in environmental conditions and by resource shortages (Clutton-Brock et al. 1985a; Teather and Weatherhead 1989). In a population of red deer, the body mass of stags but not of hinds was positively correlated with temperature the preceding winter (Clutton-Brock and Albon 1983). The results of Toïgo et al. (1999) suggest a stronger effect of April snow depth on the chest girth of males than of females Alpine ibex (*Capra ibex*). Gaillard et al. (1996) also found that male roe deer fawns were heavier than females in January-February

when total rainfall during the previous April-May was low. Our results do not suggest that climate had a differential effect on male and female bighorn sheep lambs and yearlings. Possibly, the sexual mass differences for these age-classes were not sufficient to cause large differences in metabolic requirements. Sexual size dimorphism in bighorn sheep from birth to 2 years of age is about 10-15 % at high and at low population density (chapter 1; Festa-Bianchet et al. 1996). Ruckstuhl (1998) found that adult ewes and males up to 2 years of age had similar foraging behaviour while 3 year-old males foraged more like adult rams: her results suggest that the energetic requirements of males and females up to 2 years of age may not be very different.

Our results join those of many studies that underline the importance of spring and winter weather for the growth of ungulates in northern environments (Clutton-Brock et al. 1987b; Gaillard et al. 1996). In our population, however, body mass and growth of lambs and yearlings was much more affected by population density than by climatic variables. Possibly, weather data collected at Nordegg were weakly correlated with weather on Ram Mountain. Alternatively, no exceptionally cold and long winters or warm and wet springs and summers occurred during our 22-year study. It would be interesting to analyse the relationships between growth and body mass of the Ram Mountain bighorn sheep with a global index of climate changes such as the North Atlantic Oscillation (NAO) (Post and Stenseth 1999). Despite the weak effects of climate found in our study population, stochastic year-to-year changes in weather did influence body mass of bighorn sheep. However, the effects of weather appeared to be time limited because bighorn sheep can compensate for harsh weather conditions occurring one year if the climate improve the year after. Many studies reported the

effects of body mass on survival (Clutton-Brock et al. 1982; Festa-Bianchet et al. 1997), reproductive success (Carranza 1996; Festa-Bianchet 1998), fertility (Albon et al. 1983b), sexual maturity (Jorgenson et al. 1993a; Reimers et al. 1983), and longevity (Bérubé et al. 1999). We therefore stress the necessity of including the effects of stochastic variations of climate on body mass in population dynamic models of northern ungulates and wild mammals in general.

### **2.2.5 Acknowledgements**

We thank Bill Wishart for his pivotal contribution to the Ram Mountain study. We are grateful for financial support from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Alberta Conservation Association, the Alberta Natural Resources Service, the Foundation of North American Wild Sheep, the Fonds pour la formation de Chercheurs et l'Aide à la recherche (Québec), and the Université de Sherbrooke. This research was also supported by the Challenge Grants in Biodiversity Program, Department of Biological Sciences, University of Alberta, through the joint efforts of the sportsmen of Alberta and the Alberta Conservation Association. Many students, assistants, and volunteers contributed to data collection at Ram Mountain and we are grateful to all of them.



Table 2.1 Multiple regression analyses of the effects of sex, number of adult ewes in the year of birth, and winter and spring weather before birth on body mass of bighorn lambs, yearlings, adult males (2 to 3 years of age) and adult females (2 to 6 years of age) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 1974 to 1996. Temp.: temperature; Prec.: precipitation. Table only reports variables with significant effects, but all variables and most of their interactions were tested for all the sex-age classes.

Age	Date	Terms	Coefficient	Partial r	t	p	
Lambs	June 15 ( $n=231$ , $R^2=0.081$ , $p=0.000$ )						
		Number of ewes	-0.028	-0.267	-4.185	0.000	
		Winter temp.	0.179	0.193	2.968	0.003	
		Constant	11.003		21.778	0.000	
		Sept. 15 ( $n=255$ , $R^2=0.275$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.079	-0.379	-6.484	0.000	
		Sex	2.152	0.260	4.253	0.000	
		Spring temp.	0.641	0.158	2.525	0.012	
		Spring prec.	0.027	0.177	2.836	0.005	
		Constant	16.342		3.501	0.001	
Yearlings	June 5 ( $n=306$ , $R^2=0.306$ , $p=0.000$ )						
		Number of ewes	-0.082	-0.389	-7.345	0.000	
		Sex	3.709	0.412	7.855	0.000	
		Winter temp.	0.473	0.224	3.998	0.000	
		Constant	29.778		28.715	0.000	
		Sept. 15 ( $n=276$ , $R^2=0.40$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.137	-0.461	-8.583	0.000	
		Sex	6.436	0.503	9.605	0.000	
		Constant	59.510		55.354	0.000	

Adult males	June 5 ( $n=201$ , $R^2=0.689$ , $p=0.000$ )				
	Age	14.965	0.791	18.199	0.000
	Number of ewes	-0.196	-0.565	-9.637	0.000
	Constant	29.904		12.197	0.000
	Sept. 15 ( $n=123$ , $R^2=0.572$ , $p=0.000$ )				
	Age	14.688	0.685	10.311	0.000
	Number of ewes	-0.279	-0.613	-8.498	0.000
	Constant	55.817		15.149	0.000
Adult females	June 5 ( $n=562$ , $R^2=0.434$ , $p=0.000$ )				
	Age	4.432	0.599	17.677	0.000
	Age*Number ewes	-0.016	-0.207	-5.000	0.000
	Constant	36.660		51.823	0.000
	Sept. 15 ( $n=522$ , $R^2=0.392$ , $p=0.000$ )				
	Age	3.800	0.545	14.820	0.000
	Age*Number ewes	-0.010	-0.133	-3.060	0.002
	Constant	52.815		72.528	0.000

---

Table 2.2 Multiple regression analyses of the effects of sex, number of adult ewes, and winter and spring weather in the current year on mass changes of bighorn lambs, yearlings, adult males (2 to 3 years of age) and adult females (2 to 6 years of age) at Ram Mountain, Alberta, Canada, 1974 to 1996. Temp.: temperature; Prec.: precipitation. Table only reports variables with significant effects, but all variables and most of their interactions were tested for all the sex-age classes. Mass changes are adjusted for variation in initial body mass (see text for explanation).

Variable	Age	Terms	Coefficient	Partial r	t	p
Summer gain	Lambs ( $n=162$ , $R^2=0.166$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.014	-0.299	-3.942	0.000
		Spring temp.	0.160	0.168	2.141	0.034
		Spring prec.	0.007	0.192	2.462	0.015
	Yearlings ( $n=247$ , $R^2=0.102$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.014	-0.297	-4.858	0.000
		Summer temp.	0.096	0.140	2.204	0.028
	Adult males ( $n=115$ , $R^2=0.133$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.009	-0.203	-2.199	0.030
		Summer prec.	-0.003	-0.336	-3.772	0.000
		Constant	0.953		3.007	0.003
	Adult females ( $n=492$ , $R^2=0.031$ , $p=0.000$ )					
		Spring prec.	0.006	0.173	3.938	0.000
		Constant	-0.495		-3.680	0.000
Winter loss	Lambs ( $n=112$ , $R^2=0.156$ , $p=0.000$ )					
		Number of ewes	-0.016	-0.341	-3.790	0.000
		Winter temp.	0.083	0.240	2.577	0.011
		Constant	1.118		3.816	0.000

Yearlings ( $n=209$ ,  $R^2=0.172$ ,  $p=0.000$ )

Number of ewes	-0.011	-0.260	-3.857	0.000
Sex	-1.09	-0.337	-5.122	0.000
Winter prec.	-0.014	-0.404	-6.317	0.000
Constant	3.136		5.972	0.000

Adult males ( $n=99$ ,  $R^2=0.083$ ,  $p=0.004$ )

Winter Temp.	0.122	0.288	2.962	0.004
--------------	-------	-------	-------	-------

Adult females ( $n=434$ ,  $R^2=0.089$ ,  $p=0.000$ )

Winter temp.	0.075	0.183	3.872	0.000
Winter prec.	-0.046	-0.161	-3.383	0.001
Constant	0.456		3.497	0.001

---

## CONCLUSION

Les effets des facteurs densité-dépendants et densité-indépendants sur la masse corporelle et la croissance des ongulés sont en règle générale bien reconnus (Albon et al., 1987; Clutton-Brock et al., 1982; Fowler, 1987). Cependant, peu d'études ont été réalisées sur les effets différentiels que pourraient avoir des facteurs tels que la densité de population sur la croissance des mâles et des femelles (Leberg et Smith, 1993). Mon étude s'inscrit donc parmi les premières à démontrer de façon claire une diminution du dimorphisme sexuel avec l'augmentation de la densité de population. Quantités de recherches ont également été effectuées sur les effets des conditions climatiques sur la croissance des mammifères des régions tempérées et nordiques (Albon et al., 1983a; Loison et Langvatn, 1998; Post et Stenseth, 1999). Tantôt positives, tantôt négatives, les corrélations entre variables climatiques et masse corporelle démontrent une grande variabilité inter- et intraspécifique, et il en est ainsi d'une région à l'autre et d'un écosystème à un autre. Les résultats de mes travaux sur les effets du climat sur les changements saisonniers de masse rejoignent ceux d'autres chercheurs dans le domaine. Cependant, les résultats de mes recherches sur les effets des conditions climatiques pendant la gestation et le développement précoce sur la masse en tant qu'adulte sont en contradiction avec les recherches effectuées, entre autre par Post et Stenseth (1999). Plusieurs chercheurs s'entendent pour dire que les effets des conditions climatiques devraient être plus importants lorsque les densités de population sont élevées (Picton, 1984; Sinclair, 1989). Mon étude n'a pas soutenu cette hypothèse généralement bien acceptée dans la littérature scientifique. L'importance de cette partie de ma recherche n'est donc pas tant l'originalité de l'étude que l'apport de nouvelles connaissances et d'idées qui permettront de mieux comprendre les mécanismes naturels régulant l'influence du climat sur la masse corporelle.

Ce qui limite souvent la recherche dans le domaine de la dynamique des populations n'est pas un manque de théories à tester, mais bien la disponibilité de données empiriques à long terme. Pour la réalisation de mon projet, j'ai eu l'opportunité d'utiliser deux banques de données. La première contenait les masses corporelles des individus marqués de la population de mouflons

de Ram Mountain, Alberta. Aucune autre étude sur les grands mammifères n'a accumulé des données comparables à ce qui était disponible pour la population de Ram Mountain. La seconde contenait des données sur les conditions climatiques recueillies par Environnement Canada à la station météorologique de Nordegg, Alberta. L'utilisation conjointe de ces deux banques de données m'a permis de travailler avec des années de haute et de basse densité ainsi que sous un large éventail de conditions climatiques.

Les résultats de mes recherches sont intéressants puisqu'ils suggèrent que les effets densité-dépendants trouvés sur la fertilité, l'investissement parental, l'âge de la première reproduction, la longévité et la survie (Clutton-Brock et al., 1987b; Festa-Bianchet et al., 1998; Fowler, 1981; Jorgenson et al., 1993) passent tout d'abord par un effet sur la masse corporelle. Une meilleure connaissance des facteurs qui influencent la masse corporelle est donc indispensable tant du point de vue de la dynamique des populations et de l'aménagement de la faune que du point de vue évolutif. La conclusion générale de ce mémoire sera donc consacrée aux implications que pourraient avoir les résultats de mes recherches dans ces différents domaines.

Les gestionnaires de la faune savent très bien que la masse corporelle influence la fertilité (Albon et al., 1983b), le succès reproducteur (Carranza, 1996; Festa-Bianchet et al., 1998; Festa-Bianchet et Jorgenson, 1998), la maturité sexuelle (Gaillard et al., 1992; Reimers, 1983b), la survie (Clutton-Brock et al., 1982) et la longévité (Bérubé et al., 1999). Une meilleure compréhension des facteurs qui influencent les patrons de croissance et la masse corporelle adulte est importante afin d'élaborer des modèles de dynamique des populations qui correspondent à la réalité, spécialement pour les espèces dimorphiques. En effet, ma recherche a démontré que les variations saisonnières de masse et la masse corporelle sont influencées par le climat et la densité de population, souvent de façon différente pour les mâles et les femelles. De plus, c'était le nombre de femelles à la naissance qui influençait le plus la masse des mâles adultes, alors que le nombre de mâles n'avait que peu ou pas d'influence. Ces résultats suggèrent que les facteurs qui affectent les patrons de croissance des mâles et des femelles sont différents et que la réactivité des deux sexes à leur environnement est aussi différente (Clutton-Brock et al., 1982). De plus, l'allégation ou assertion que la même

« définition » de la densité limite de façon similaire les mâles et les femelles est contraire à ce qui existe en nature. En effet, la ségrégation des sexes, souvent commune aux espèces dimorphiques et polygames (Main et al., 1996), implique que les mâles ont peu à voir avec ce qui se passe dans les groupes de femelles et de jeunes. Le nombre total d'individus dans la population serait également moins pertinent que le nombre de femelles pour expliquer la relation entre la masse pendant le développement précoce et la masse adulte. Face à la différence flagrante entre les sexes à réagir aux variations de la disponibilité de nourriture et aux changements climatiques de leur habitat, la capacité de support du milieu pourrait également être différente (Clutton-Brock et al., 1982). Je suggère donc que les modèles de dynamique des populations utilisés par les gestionnaires prennent en compte ces différences et que des modèles plus adéquats, un pour les mâles, un pour les femelles, soient développés.

Les résultats de ma recherche démontrent également clairement que les mâles sont beaucoup plus affectés que les femelles par les variations de la densité de population ou de la disponibilité de la nourriture (chapitre 1). Le suivi des masses des mâles ou le suivi de la taille de leurs cornes pourrait donc servir d'indicateur afin de connaître l'état de santé des populations d'ongulés dimorphiques et la qualité de leur habitat. Cet indicateur serait d'ailleurs un outil beaucoup plus utile et informatif pour les gestionnaires que le suivi des masses des femelles qui sont beaucoup moins sensibles aux fluctuations de l'environnement et reflètent donc moins bien la qualité et la santé des individus.

Les résultats de l'analyse des effets des conditions climatiques sur la masse suggèrent que les variations stochastiques du climat peuvent affecter le potentiel de prélèvement dans les populations chassées en affectant le recrutement et la survie des individus (Clutton-Brock et Albon, 1989). De plus, mes résultats, comparés à d'autres études sur le même sujet (Clutton-Brock et al., 1982; Leberg et Smith, 1993; Post et Stenseth, 1999), suggèrent que les effets de la densité de population et du climat peuvent varier d'un écosystème à l'autre. Les quotas de chasse devraient donc être établis chaque année selon les conditions de l'année précédente et la gestion devrait être envisagée à l'échelle de la population.

Mes résultats suggèrent que les effets différentiels des conditions environnementales sur les mâles et les femelles sont particulièrement importants pour l'aménagement des espèces dimorphiques. En raison des effets plus importants de la densité à la naissance sur la masse adulte des mâles mouflons, les gestionnaires ne peuvent pas penser maximiser et le nombre d'individus et la taille des trophées (Clutton-Brock et al., 1982). Jorgenson et al. (1993a) n'ont détecté aucun effet de la chasse aux femelles adultes sur le nombre de mâles avec des cornes considérés comme des trophées recrutés dans la population de Ram Mountain, Alberta. Par contre, une diminution densité-dépendante de la taille des cornes a été observée dans cette même population (Jorgenson et al., 1998). Une chasse aux femelles où les populations ne sont pas limitées par la prédation ou les maladies et où la priorité est de produire de gros trophées est donc suggérée pour prévenir une diminution densité-dépendante de la masse des béliers qui est souvent corrélée avec la taille des cornes (Geist, 1971).

Les méthodes d'aménagement du territoire devraient aussi prendre en compte les différences entre les mâles et les femelles (Clutton-Brock et Albon, 1989). Il est fort probable qu'une augmentation de la disponibilité de la nourriture au début de l'hiver et du printemps par brûlis modérés ou la construction d'abris favorisant la rétention de chaleur pour les animaux n'auront pas les mêmes répercussions pour les deux sexes. Étant donné que les mâles sont les plus sensibles aux perturbations de l'environnement en raison de leur taille et de leurs besoins énergétiques plus élevés (Clutton-Brock et al., 1982), ces mesures leur seraient plus profitables, surtout si elles étaient sciemment ciblées vers leurs besoins et installées dans des endroits stratégiques de leur aire de distribution.

Les résultats de mon étude sont également importants d'un point de vue évolutif, car ils peuvent nous aider à comprendre les pressions de sélection ayant mené aux adaptations d'aujourd'hui. Dans le chapitre 1, j'ai démontré que le niveau de dimorphisme sexuel n'est pas fixe dans le temps mais qu'il peut varier en fonction des changements auxquels font face les individus d'une population. Le dimorphisme sexuel a probablement évolué au départ grâce aux mécanismes de la sélection sexuelle (Darwin, 1890). Cependant, la plasticité de son expression phénotypique est probablement une adaptation forgée par les changements



environnementaux auxquels font face les espèces. Dans le chapitre 2, j'ai démontré que la température et les précipitations hivernales et printanières avaient un effet significatif, mais limité sur les changements saisonniers de masse. Ces résultats aident à mettre en lumière et à mieux comprendre les adaptations développées par les espèces des milieux tempérés et nordiques pour assurer leur survie et leur succès reproducteur.

Je propose que les recherches futures sur les mouflons de la population de Ram Mountain s'attardent à analyser les effets du climat sur la survie adulte. Ces effets n'ont été démontrés que pour les agneaux (Portier et al., 1998). Deuxièmement, il serait intéressant d'utiliser les index globaux du climat tels que le NAO (Post et Stenseth, 1999) afin d'explorer les conséquences du climat à l'échelle planétaire sur la survie et le succès reproducteur. Finalement, des études génétiques devraient permettre de pousser plus loin l'utilisation de la banque de données à long terme disponible pour cette population afin de mieux comprendre l'implication de la taille sur le succès reproducteur des mâles et les effets de la chasse et de la densité de population sur la qualité génétique et phénotypique des mâles reproducteurs. L'arbre généalogique du côté des femelles est déjà établi grâce aux observations à long terme. Cependant, on ne connaît pas quels sont les mâles reproducteurs, combien de jeunes ils produisent chaque année, dans quelle proportion ils contribuent au recrutement annuel et si leur succès reproducteur est relié à leur masse ou à la taille de leurs cornes. On ne connaît pas non plus comment le succès reproducteur des mâles change avec la densité de population et quels seraient les effets d'une augmentation en densité sur la qualité des mâles qui se reproduisent. Il serait également intéressant de savoir si la chasse, en éliminant les mâles les plus gros et les plus forts, contribue à augmenter le succès reproducteur des jeunes et s'il y a une relation entre l'âge du père et la qualité phénotypique des rejetons. Des études génétiques permettraient d'établir ces liens et augmenteraient donc considérablement nos connaissances sur la dynamique des populations d'ongulés.

## BIBLIOGRAPHIE

ADAMCZEWSKI, J.Z., C.C. GATES, R.J. HUDSON et M.A. PRICE. 1987. Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. *Can. J. Zool.* 65: 1149-1157.

ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton, 599 p.

ALBON, S.D. et T.H. CLUTTON-BROCK. 1988. Climate and the population dynamics of red deer in Scotland. Pp. 93-107 dans *Ecological change in the Uplands*. Éditeurs: M. B. Usher and D. B. A. Thompson. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 449 p.

ALBON, S.D., T.H. CLUTTON-BROCK et F.E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects and cohort variation. *J. Anim. Ecol.* 56: 69-81.

ALBON, S.D., F.E. GUINNESS et T.H. CLUTTON-BROCK. 1983a. The influence of climatic variation on the birth weights of red deer (*Cervus elaphus*). *N. Mamm. Soc.* 46: 295-298.

ALBON, S.D., B. MITCHELL et B.W. STAINES. 1983b. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependant relationship. *J. Anim. Ecol.* 52: 969-980.

ASHLEY, E.P., G.B. MCCULLOUGH et J.T. ROBINSON. 1998. Morphological responses of white-tailed deer to a severe population reduction. *Can. J. Zool.* 76: 1-5.

ATKINSON, S.N., I. STIRLING et M.A. RAMSAY. 1996. Growth in early life and relative body size among polar bears (*Ursus maritimus*). *J. Zool.(Lond.)*. 239: 225-234.

BADYAEV, A.V. et T.E. MARTIN. 2000. Individual variation in growth trajectories: phenotypic and genetic correlations in ontogeny of the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *J. Evol. Biol.* 13: 290-301.

BERGER, J. 1979. Weaning conflict in desert and mountain bighorn sheep (*Ovis canadensis*): an ecological interpretation. *Z. Tierpsychol.* 50: 188-200.

BERGER, J. 1989. Female reproductive potential and its apparent evaluation by male mammals. *J. Mammal.* 70: 347-358.

BÉRUBÉ, C.H., M. FESTA-BIANCHET et J.T. JORGENSEN. 1996. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 7: 60-68.

BÉRUBÉ, C.H., M. FESTA-BIANCHET et J.T. JORGENSEN. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology.* 80: 2555-2565.

BLAXTER, K.L., V.R. FOWLER et J.C. GILL. 1982. A study of the growth of sheep to maturity. *J. Agr. Sci.* 98: 405-420.

BOURDON, R.M. et J.S. BRINKS. 1982. Genetic environmental and phenotypic relationships among gestation length, birth weight, growth traits and age at first calving in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 55: 543-553.

BOYD, I.L. 1984. The relationship between body condition and the timing of implantation in Grey seals (*Halichoerus grypus*). *J. Zool. (Lond.)* 203: 113-123.

BURLES, D.W. et M. HOEFS. 1984. Winter mortality of dall sheep, *Ovis dalli dalli*, in Kluane National Park, Yukon. *Can. Field Nat.* 98: 479-484.

CAMERON, R.D., W.T. SMITH, S.G. FANCY, K.L. GERHART et R.G. WHITE. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* 71: 480-486.

CARLISLE, T.R. 1982. Brood success in variable environment: implication for parental care allocation. *Anim. Behav.* 30: 824-836.

CARLSSON, B.Å. et T.V. CALLAGHAN. 1994. Impact of climate change factors on the clonal sedge *Carex bigelowii*: implications for population growth and vegetative spread. *Ecography.* 17: 321-330.

CARRANZA, J. 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *Am. Nat.* 148: 81-100.

CAUGHLEY, G. 1981. Comments on natural regulation of ungulates (What constitutes a real wilderness?). *Wildl. Soc. Bul.* 9: 232-284.

CEDERLUND, G.N. 1991. Body mass dynamics of moose calves in relation to winter severity. *J. Wildl. Manage.* 55: 675-681.

CHAPIN III, F.S., D.A. JOHNSON et J.D. MCKENDRICK. 1980. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. *J. Ecol.* 68: 189-209.

CHAPPEL, R.W. et R.J. HUDSON. 1978. Winter bioenergetics of Rocky Mountain bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 56:2388-2393.

CHAPPEL, R.W. et R.J. HUDSON. 1980. Prediction of energy expenditures by Rocky Mountain bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 58: 1908-1912.

CHOQUENOT, D. 1991. Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology.* 72: 805-813.

CLUTTON-BROCK, T.H. et S.D. ALBON. 1983. Climatic variation and body weight of red deer. *J. Wildl. Manage.* 47: 1197-1201.

CLUTTON-BROCK, T.H. et S.D. ALBON. 1989. *Red deer in the Highlands.* Blackwell Scientific, Oxford, 260 p.

CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON et F.E. GUINNESS. 1985a. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature.* 313: 131-133.

CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON et P.H. HARVEY. 1980. Antlers, body size, and breeding group size in the Cervidae. *Nature.* 285: 565-567.

CLUTTON-BROCK, T.H., F.E. GUINNESS et S.D. ALBON. 1982. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago, Chicago, 378 p.

CLUTTON-BROCK, T.H., G.R. IASON et F.E. GUINNESS. 1987a. Sexual segregation and density-related changes in habitat use in male and female Red deer (*Cervus elaphus*). J. Zool. (Lond.). 211: 275-289.

CLUTTON-BROCK, T.H., M. MAJOR, S.D. ALBON et F.E. GUINNESS. 1987b. Early development and population dynamics in red deer I. Density-dependent effects on juvenile survival. J. Anim. Ecol. 56: 53-67.

CLUTTON-BROCK, T.H., M. MAJOR et F.E. GUINNESS. 1985b. Population regulation in male and female red deer. J. Anim. Ecol. 54: 831-846.

CLUTTON-BROCK, T.H., O.F. PRICE, S.D. ALBON et P.A. JEWELL. 1992. Early development and population fluctuations in Soay sheep. J. Anim. Ecol. 61: 381-396.

CRAMPE, J.P., J.C. CAENS, J.L. DUMERC et D. PÉPIN. 1997. La masse corporelle comme indicateur de la condition physique hivernale de l'Isard, *Rupicapra pyrenaica* (Artiodactyla, Bovidae). Mammalia. 61: 73-85.

CRÊTE, M. et J. HUOT. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. Can. J. Zool. 71: 2291-2296.

CRÊTE, M., J. HUOT, R. NAULT et R. PATENAUDE. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. Artic. 46: 189-196.

DARK, J., I. ZUCKER et G.N. WADE. 1983. Photoperiodic regulation of body mass, food intake, and reproduction in meadow voles. Am. J. Physiol. 245: R334-R338.

DARWIN, C. 1890. The descent of man, and selection in relation to sex. D. Appleton, New-York, 688 p.

DOBSON, F.S. et J.O. MURIE. 1987. Interpretation of intraspecific life history patterns: evidence from Columbian ground squirrels. *Am. Nat.* 129: 382-397.

DOUGLAS, C.L. et J.D.M. LESLIE. 1986. Influence of weather and density on lamb survival of desert mountain sheep. *J. Wildl. Manage.* 50: 153-156.

EBERHARDT, L.L. 1985. Assessing the dynamics of wild populations. *J. Wildl. Manage.* 49: 997-1012.

EMLEN, S.T. et L.W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science.* 197: 215-223.

FAIRBAIRN, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and female. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.

FAIRBANKS, W.S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. *J. Mammal.* 74: 129-135.

FERGUSON, S.H., A.R. BISSET et F. MESSIER. 2000. The influences of density on growth and reproduction in moose *Alces alces*. *Wildl. Biol.* 6: 31-39.

FESTA-BIANCHET, M. 1986. Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Can. J. Zool.* 64: 2126-2132.

FESTA-BIANCHET, M. 1988. Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav.* 36: 1445-1454.

FESTA-BIANCHET, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav.* 42: 71-82.

FESTA-BIANCHET, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* 1: 91-94.

FESTA-BIANCHET, M., J.-M. GAILLARD et J.T. JORGENSEN. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* 152: 367-379.

FESTA-BIANCHET, M. et J.T. JORGENSEN. 1998. Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 9: 144-150.

FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, C.H. BÉRUBÉ, C. PORTIER et W.D. WISHART. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75: 1372-1379.

FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, W.J. KING, K.G. SMITH et W.D. WISHART. 1996. The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 74: 330-342.

FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, M. LUCHERINI et W.D. WISHART. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology.* 76: 871-881.

FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN et D. RÉALE. 2000. Early development, adult mass and reproductive success in bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 11: 633-639.

FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN et W.D. WISHART. 1994. Early weaning in bighorn sheep, *Ovis canadensis*, affects growth of males but not females. *Behav. Ecol.* 5: 21-27.

FOWLER, C. W. 1981. Density dependence as related to life history strategy. *Ecology.* 62: 602-610.

FOWLER, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. Pp. 401-441 dans *Current mammalogy*. Éditeurs: H. H. Genoways. Plenum Press. New-York.

FRANZMANN, A.W., R.E. LERESCHE, R.A. RAUSCH et J.L. OLDEMEYER. 1978. Alaskan moose measurements and weights and measurement-weight relationships. *Can. J. Zool.* 56: 298-306.

FRYXELL, J.M., D.J.T. HUSSELL, A.B. LAMBERT et P.C. SMITH. 1991. Time lags and population fluctuations in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 55: 377-385.

GAILLARD, J.-M., R. ANDERSEN, D. DELORME et J.D.C. LINNELL. 1998a. Family effects on growth and survival of juvenile roe deer. *Ecology*. 79: 2878-2889.

GAILLARD, J.M., D. DELORME, J.M. BOUTIN et B. BOISAUBERT. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in 2 contrasting populations. *J. Wildl. Manage.* 60: 29-36.

GAILLARD, J.-M., D. DELORME, J.-M. BOUTIN, G.V. LAERE, B. BOISAUBERT et R. PRADEL. 1993a. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 778-791.

GAILLARD, J.M., D. DELORME et J.M. JULLIEN. 1993b. Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia*. 94: 57-61.

GAILLARD, J.M., D. DELORME et J.M. JULLIEN. 1993c. Croissance précoce et poids à l'entrée de l'hiver chez le faon de chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Mammalia*. 57: 359-366.

GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, D. DELORME et J.T. JORGENSEN. 2000. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 471-477.

GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET et N.G. YOCCOZ. 1998b. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE*. 13: 58-63.

GAILLARD, J.-M., A.J. SEMPÉRÉ, J.-M. BOUTIN, G.V. LAERE et B. BOISAUBERT. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70: 1541-1545.

GALLANT, B.Y. 1999. Retardement dans l'âge à la primiparité chez le mouflon d'Amérique. Thèse M. Sc., Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec.

GEIST, V. 1971. Mountain sheep. University of Chicago Press, Chicago, 383 p.



GEORGIADIS, N. 1985. Growth patterns, sexual dimorphism and reproduction in African ruminants. *Afr. J. Ecol.* 23: 75-87.

GREEN, W.C.H. et A. Rothstein. 1991. Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia.* 86: 521-527.

GUINET, C., J.P. ROUX, M. BONNET et V. MISON. 1998. Effects of body size, body mass, and body condition on reproduction of female South African fur seals (*Arctocephalus pusillus*) in Namibia. *Can. J. Zool.* 76: 1418-1424.

HALLIDAY, T.R. 1987. Physiological constraints on sexual selection. Pp. 247-264 dans *Sexual selection: testing the alternatives*. Éditeurs: J. W. B. et M. B. Andersson. M. B. Interscience. Chichester, United Kingdom, 308 p.

HAMILTON, W.J. et K.L. BLAXTER. 1980. Reproduction in farmed red deer. I Hind and stag fertility. *J. Agric. Sci.* 95: 261-273.

HELLE, T. et I. KOJOLA. 1994. Body mass variation in semidomesticated reindeer. *Can. J. Zool.* 72: 681-688.

HEWISON, A.J.M., J.P. VINCENT, E. BIDEAU, J.M. ANGIBAULT et R.J. PUTMAN. 1996. Variation in cohort mandible size as an index of roe deer (*Capreolus capreolus*) densities and population trends. *J. Zool. (Lond.)*. 239: 573-581.

HJELJORD, O. et T. HISTOL. 1999. Range-body mass interactions of a northern ungulate - a test of hypothesis. *Oecologia.* 119: 326-339.

HOGG, J.T. 1988. Copulatory tactics in relation to sperm competition in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 49-59.

HOGG, J.T., C.C. HASS et D.A. JENNI. 1992. Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 243-251.

HOUSTON, D.B., C.T. ROBBINS et V. STEVENS. 1989. Growth in wild and captive mountain goats. *J. Mammal.* 70: 412-416.

HOUSTON, D.B. et R. SHINE. 1993. Sexual dimorphism and niche divergence: feeding habits of the Arafura filesnake. *J. Anim. Ecol.* 62: 737-748.

HUDSON, J. et R.G. WHITE. 1985. Bioenergetics of wild herbivores. CRC Press Inc., Florida, 314 p.

IVERSON, J.B. 1985. Geographic variation in sexual dimorphism in the mud turtle *Kinosteron hirtipes*. *Copeia*. 1985: 388-393.

IVERSON, S.J., W.D. BOWEN, D.J. BONESS et O.T. OFTEDAL. 1993. The effects of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Physiol. Zool.* 66: 61-88.

JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD et W.D. WISHART. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*. 78: 1019-1032.

JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET, M. LUCHERINI et W.D. WISHART. 1993a. Effects of body size, population density, and maternal characteristics on age at first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* 71: 2509-2517.

JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET et W.D. WISHART. 1993b. Harvesting bighorn ewes: consequences for population size and trophy ram production. *J. Wildl. Manage.* 57: 429-435.

JORGENSEN, J.T., M. FESTA-BIANCHET et W.D. WISHART. 1998. Effects of population density on horn development in bighorn rams. *J. Wildl. Manage.* 62: 1011-1020.

KAMALZADEH, A., W.J. KOOPS, J.V. BRUCHEM et G.A. BANGMA. 1998. Effect of duration of feed quality restriction on body dimensions in lambs. *J. Anim. Sci.* 76: 735-742.

KIE, J.G. et R.T. BOWYER. 1999. Sexual segregation in white-tailed deer: density-dependent changes in use of space, habitat selection, and dietary niche. *J. Mammal.* 80: 1004-1020.

KLEIN, D.R. 1970. Food selection by North American deer and their response to over-utilisation of preferred plant species. Pp. 25-46 dans *Animal populations in relation to their food resources: a symposium of the British Ecological Society, Aberdeen, 24-28 March 1969*. Éditeurs: A. Watson. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 447 p.

KLEIN, D.R. 1981. The problems of overpopulation of deer in North America. Pp. 119-127 dans *Problems in management of locally abundant wild mammals*. Éditeurs: P. A. Jewell and S. Holt. Academic Press. New-York, 361 p.

KOJOLA, I. 1991. Reproductive status and behavioral responses to attacking insects by females reindeer. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 32: 91-93.

KOJOLA, I. et T. HELLE. 1996. Size-related changes in winter condition of female and male reindeer calves. *Can. J. Zool.* 74: 1174-1177.

LANGVATN, R. et S.D. ALBON. 1986. Geographic clines in body weight of Norwegian red deer: a novel explanation of Bergmann's rule? *Holart. Ecol.* 9: 285-293.

LANGVATN, R., S.D. ALBON, T. BURKEY et T.H. CLUTTON-BROCK. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J. Anim. Ecol.* 65: 653-670.

LEADER-WILLIAMS, N. 1988. *Reindeer on South Georgia*. Cambridge University Press, Cambridge, 319 p.

LEADER-WILLIAMS, N. et C. RICKETTS. 1982. Seasonal and sexual patterns of growth and condition of reindeer introduced into South Georgia. *Oikos.* 38: 27-39.

LEADER-WILLIAMS, N. et A.M. ROSSER. 1983. Ovarian characteristics and reproductive performance of reindeer, *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fert.* 67: 247-256.

LEBERG, P.L. et M.H. SMITH. 1993. Influence of density on growth of white-tailed deer. *J. Mammal.* 74: 723-731.

L'HEUREUX, N., M. LUCHERINI, M. FESTA-BIANCHET et J.T. JORGENSEN. 1995. Density-dependent mother-yearling association in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 49: 901-910.

LINDSTRÖM, J. 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *TREE.* 14: 343-348.

LOISON, A. et R. LANGVATN. 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia.* 116: 489-500.

LOISON, A., R. LANGVATN et E.J. SOLBERG. 1998. Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography.* 22: 20-30.

MAIN, M.B., F.W. WECKERLY et V.C. BLEICH. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *J. Mammal.* 77: 449-461.

MCADAM, A. et J.S. MILLAR. 1999. The effects of dietary protein content on growth and maturation in deer mice. *Can. J. Zool.* 77: 1822-1828.

MECH, L.D., R.E. MCROBERTS, R.O. PETERSON et R.E. PAGE. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56: 615-627.

MITCHELL, B., D. MCCOWAN et I.A. NICHOLSON. 1976. Annual cycles of body weight and condition in Scottish red deer. *J. Zool.* 180: 107-127.

MIURA, S. et N. MARUYAMA. 1986. Winter weight loss in Japanese serow. *J. Wildl. Manage.* 50: 336-338.

NEWTON, S.F. 1993. Body condition of a small passerine bird: ultrasonic assessment and significance in overwinter survival. *J. Zool. (Lond.).* 229: 561-580.

OLDHAM, J.M., A.H. KIRTON et J.J. BASS. 1999. Compensatory growth in lambs undernourished from birth. Proc. N. Z. Soc. Anim. Prod. 59: 111-113.

OWEN-SMITH, N. 1990. Demography of a large herbivore, the Greater Kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. J. Anim. Ecol. 59: 893-913.

OZOGA, J.J. et L.J. VERME. 1982. Physical and reproductive characteristics of a supplementally-fed white-tailed deer herd. J. Wildl. Manage. 46: 281-301.

PACKER, C. 1979a. Inter-troop transfer and inbreeding avoidance in *Papio anubis*. Anim. Behav. 27: 1-36.

PACKER, C. 1979b. Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis*. Anim. Behav. 27: 37-45.

PARKER, K. 1988. Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. Can. J. Zool. 66: 2475-2483.

PARKER, K.L., M.P. GILLINGHAM, T.A. HANLEY et C.T. ROBBINS. 1993. Seasonal patterns in body mass, body composition, and water transfer rates of free-ranging and captive black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) in Alaska. Can. J. Zool. 71: 1397-1404.

PÉLABON, C. 1997. Is weight at birth a good predictor of weight in winter for fallow deer? J. Mammal. 78: 48-54.

PÉREZ-BARBERIA, F.J. et I.J. GORDON. 1998. The influence of sexual dimorphism in body and mouth morphology on diet selection and sexual segregation in cervids. Acta Vet. Hung. 46: 357-367.

PICTON, H.D. 1984. Climate and the prediction of reproduction of three ungulate species. J. Appl. Ecol. 21: 869-879.

PORTIER, C., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD, J.T. JORGENSON et N.G. YOCCOZ. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). J. Zool. (Lond.). 245: 271-278.

POST, E., R. LANGVATN, M.C. FORCHHAMMER et N.C. STENSETH. 1999. Environmental variation shapes sexual dimorphism in red deer. Proc. N. Aca. Sci. USA. 96: 4467-4471.

POST, E. et N.C. STENSETH. 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. J. Anim. Ecol. 67: 537-543.

POST, E. et N.C. STENSETH. 1999. Climatic variability, plant phenology, and Northern ungulates. Ecology. 80: 1322-1339.

POST, E., N.C. STENSETH, R. LANGVATN et J.-M. FROMENTIN. 1997. Global climate change and phenotypic variation among red deer cohorts. Proc. R. Soc. Lond. B. 264: 1317-1324.

RALLS, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. Quat. Rev. Biol. 51: 245-276.

RALLS, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. Am. Nat. 111: 917-938.

RÉALE, D. et P. BOUSSÈS. 1995. Effects of ewe age and high population density on the early nursing behaviour of mouflon. Ethol. Ecol. Evol. 7: 323-334.

RÉALE, D., P. BOUSSÈS et J.-L. CHAPUIS. 1999. Nursing behaviour and mother-lamb relationships in mouflon under fluctuating population densities. Behav. Processes 47: 81-94.

REIMERS, E. 1983a. Growth rate and body size differences in *Rangifer*, a study of causes and effects. Rangifer. 3: 3-15.

REIMERS, E. 1983b. Reproduction in wild reindeer in Norway. Can. J. Zool. 61: 211-217.

REIMERS, E., D.R. KLEIN et R. SORUMGARD. 1983. Calving time, growth rate and body size of Norwegian reindeer on different ranges. *Arc. Alp. Res.* 15: 107-118.

REISS, M.J. 1989. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, London, United Kingdom, 182 p.

RENECKER, L.A. et W.M. SAMUEL. 1990. Growth and seasonal weight changes as they relate to spring and autumn set points in mule deer. *Can. J. Zool.* 69: 744-747.

ROGERS, L.M., C.L. CHEESEMAN et S. LANGTON. 1997. Body weight as an indication of density-dependent population relation in badgers at Woodchester Park. *J. Zool. (Lond.)* 242: 597-604.

RUCKSTUHL, K.E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav.* 56: 99-106.

RUMPLER, W.V., M.E. ALLEN, D.E. ULLREY, R.D. EARLE, S.M. SCMITT et T.M. COOLEY. 1987. Body composition of white-tailed deer estimated by deuterium oxide solution. *Can. J. Zool.* 65: 204-208.

RYG, M., T.G. SMITH et N.A. ØRITSLAND. 1990. Seasonal changes in body mass and body composition of ringed seals (*Phoca hispida*) on Svalbard. *Can. J. Zool.* 68: 470-475.

SAETHER, B.-E. 1985. Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. *J. Wildl. Manage.* 49: 977-983.

SAETHER, B.-E. et A.J. GRAVEM. 1988. Annual variation in winter body condition of Norwegian moose calves. *J. Wildl. Manage.* 52: 333-336.

SAETHER, B.-E. et M. HEIM. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. *J. Anim. Ecol.* 62: 482-489.

SAMS, M.G., R.L. LOCHMILLER, C.W.J. QUALLS et D.M.J. LESLIE. 1998. Sensitivity of condition indices to changing density in a white-tailed deer population. *J. Wildl. Dis.* 34: 110-125.

SAUER, J.R. et M.S. BOYCE. 1983. Density dependence and survival of elk in Northwestern Wyoming. *J. Wildl. Manage.* 47: 31-37.

SCHULTZ, S.R. et M.K. JOHNSON. 1995. Effects of birthdate and body mass at birth on adult body mass of male white-tailed deer. *J. Mammal.* 76: 575-579.

SHEVTSOVA, A., E. HAUKIOJA et A. OJALA. 1997. Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos.* 78: 440-458.

SINCLAIR, A.R.E. 1989. Population regulation in animals. Pp. 197-241 dans *Ecological concepts*. Éditeurs: J. M. Cherrett. Blackwell Scientific Publications. Oxford, U. K.

SKOGLAND, T. 1983. The effects of density dependent resource limitation on size of wild reindeer. *Oecologia.* 60: 156-168.

SKOGLAND, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *J. Anim. Ecol.* 54: 359-374.

SKOGLAND, T. 1990. Density dependence in a fluctuating wild reindeer herd; maternal vs. offspring effects. *Oecologia.* 84: 442-450.

SLATKIN, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution.* 38: 622-630.

SMITH, B.L., R.L. ROBBINS et S.H. ANDERSON. 1997. Early development of supplementally fed, free-ranging elk. *J. Wildl. Manage.* 61: 26-38.

SOKAL, R.R. et F.J. ROHLF. 1997. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman and Company, New-York, 887 p.



SOLBERG, E.J. et B.-E. SAETHER. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). J. Mammal. 75: 1069-1079.

SPSS (1997). SPSS 8.0 Version for PC. Chicago, SPSS Inc.

STAMPS, J.A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. Biol. J. Linn. Soc. 50: 123-145.

STAMPS, J.A., J.B. LOSOS et R.M. ANDREWS. 1997. A comparative study of population density and sexual size dimorphism in lizards. Am. Nat. 149: 64-90.

STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford, 249 p.

STELFOX, J.G. 1976. Range ecology of Rocky Mountain bighorn sheep. Rapport de service #39, Service Canadien de la faune. ISBN 0-660-00549-2. 50 p.

STEVENSON, I.R. et D.R. BANCROFT. 1995. Fluctuating trade-offs favour precocial maturity in male Soay sheep. Proc. R. Soc. Lond. B. 262: 267-275.

TEATHER, K.L. et P.J. WEATHERHEAD. 1989. Sex-specific mortality in nestling great-tailed grackles. Ecology. 70: 1485-1493.

TESTA, J.W. et G.P. ADAMS. 1998. Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). J. Mammal. 79: 1345-1354.

THOMAS, D.C. 1982. The relationship between fertility and fat reserves of Peary Caribou. Can. J. Zool. 60: 597-602.

THORNE, E.T., R.E. DEAN et W.G. HEPWORTH. 1976. Nutrition during gestation in relation to successful reproduction in elk. J. Wildl. Manage. 40: 330-335.

TOÏGO, C., J.-M. GAILLARD et J. MICHALLET. 1999. Cohort affects growth of males but not females on alpine ibex (*Capra ibex ibex*). J. Mammal. 80: 1021-1027.

TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 dans Sexual selection and the descent of man. Éditeurs: B. Campbell. Aldine Press. Chicago, Illinois, 378 p.

TRIVERS, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. Am. Zool. 14: 249-264.

VERME, L.J. 1963. Effects of nutrition on growth of white-tailed deer fawns. Trans. North Am. Wildl. Nat. Res. Conf. 24: 431-443.

VERME, L.J. 1977. Assessment of natal mortality in upper Michigan deer. J. Wildl. Manage. 41: 700-708.

VERME, L.J. et J.J. OZOGA. 1980. Influence of protein-energy intake on deer fawns in autumn. J. Wildl. Manage. 44: 305-314.

VINCENT, J.P., E. BIDEAU, A.J.M. HEWISON et J.M. ANGIBAULT. 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). J. Zool. (Lond.). 236: 371-382.

WECKERLY, F.W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. J. Mammal. 79: 33-52.

WHITE, G.C., R.A. GARROTT, R.M. BARTMANN, L.H. CARPENTER et A.W. ALLREDGE. 1987. Survival of mule deer in northwest Colorado. J. Wildl. Manage. 51: 852-859.

WHITE, R.G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. Oikos. 40: 377-384.