Allocation des ressources sensibles au risque dans la dynamique saisonnière des réserves de graisse et de protéines chez un mammifère à longue durée de vie

Journal of Animal Ecology

British Ecological Society

Journal of Animal Ecology 2013, **82**, 377–388 doi: 10.1111/1365-2656.12016

Risk-sensitive allocation in seasonal dynamics of fat and protein reserves in a long-lived mammal

Kevin L. Monteith[1,2,3]*, Thomas R. Stephenson[2,3], Vernon C. Bleich[2,3], Mary M. Conner[2], Becky M. Pierce[2,3] and R. Terry Bowyer[3]

[1]*Department of Zoology and Physiology, Wyoming Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, University of Wyoming, Laramie, WY, 82071, USA;* [2]*California Department of Fish and Game, Bishop, CA, 93514, USA; and* [3]*Department of Biological Sciences, Idaho State University, Pocatello, ID, 83209, USA*

Résumé

1. Les réserves corporelles de nombreux taxons suivent des rythmes saisonniers qui dépendent des variations temporelles de la disponibilité alimentaire et des événements liés au cycle de vie. **Cependant**, les tests de la théorie sous-jacente à l'allocation des réserves somatiques chez les organismes à longue durée de vie sont rares, en particulier chez les mammifères vivant en liberté. Nous avons évalué l'hypothèse selon laquelle l'allocation des réserves somatiques à la survie (c'est-à-dire aux processus métaboliques) et à la reproduction devrait être sensible à l'état nutritionnel actuel par rapport aux seuils saisonniers de ces réserves.

2. Notre objectif était de mettre en évidence les liens entre la nutrition et les caractéristiques du cycle biologique afin de comprendre comment les organismes à longue durée de vie et à reproduction itératives équilibrent l'allocation des réserves somatiques à la reproduction, tout en conservant des réserves comme assurance pour leur survie dans des environnements imprévisibles. Notre évaluation s'est appuyée sur la dynamique saisonnière des réserves de graisse (mesurées en tant que graisse corporelle sans ingestion ; IFBFat) et de protéines (mesurées en tant que masse corporelle sans ingestion et sans graisse ; IFFFBMass) de 136 femelles cerfs mulets (*Odocoileus hemionus*) sur une période de 8 ans.

3. Bien que les variations moyennes des réserves de graisse et de protéines aient été positives pendant l'été et négatives pendant l'hiver, l'accumulation et le **catabolisme** de ces réserves n'étaient **pas** uniformes entre les individus. Au cours de l'hiver, les réserves de lipides et de protéines disponibles à l'automne ont été catabolisées proportionnellement à leur disponibilité au-dessus d'un seuil post-hivernal (5,8% IFBFat, 33 kg IFF-FBMass) ; **cependant**, les tissus maigres ont été épargnés au détriment des réserves lipidiques.

4. Les biches ont principalement **synthétisé** du tissu corporel maigre pendant l'été et ont consacré leurs réserves de graisse post-hivernales à la reproduction en fonction de leur disponibilité au-dessus d'un seuil automnal (>8-6% IFBFat), qui a été abaissé de 2,8 points de pourcentage (pp) pour chaque jeune supplémentaire recruté. Les mères ont réduit leur seuil de graisse automnal afin de garantir leur investissement reproductif actuel et ont ainsi supporté le coût de la reproduction au détriment de l'accumulation de graisse.

5. L'allocation des réserves somatiques s'est faite dans un cadre sensible au risque ; les femelles ont alloué leurs réserves en fonction de leur disponibilité au-dessus des seuils saisonniers. Contrairement aux notions actuelles d'accumulation estivale et de catabolisme hivernal des réserves corporelles, certains individus ont stocké des réserves pendant l'hiver et les ont catabolisées pendant l'été, principalement parce que la régulation de leur condition individuelle dépendait de leur état. **Par conséquent**, le comportement et les stratégies de cycle de vie peuvent dépendre autant des apports nutritionnels de la saison précédente que de ceux de la saison en cours.

Mots clés : Californie, effets de report, compensation, coût de la reproduction, stratégies de cycle de vie, cerf mulet, état nutritionnel, recrutement, Sierra Nevada, compromis

INTRODUCTION

Les animaux font preuve d'une multitude de stratégies comportementales et physiologiques pour survivre et se reproduire. Les individus peuvent compter sur leurs réserves internes ou sur des sources externes de nutriments, ou sur une combinaison des deux, pour répondre à leurs besoins saisonniers en matière d'entretien et de reproduction (McNamara & Houston 1990 ; Jönsson 1997 ; Festa-Bianchet, Gaillard & Jorgenson 1998 ; Parker, Barboza & Gillingham 2009). Les réserves internes sont composées de protéines (muscles squelettiques) et d'énergie (lipides ; Oftedal 2000). Un principe central de la théorie du cycle de vie, le coût de la reproduction, concerne la manière dont les individus répartissent leurs ressources entre la reproduction actuelle et la constitution de réserves pour assurer leur survie future (Williams 1966 ; Stearns 1992). À quelques exceptions près, les preuves théoriques et empiriques indiquent que les femelles des espèces à longue durée de vie devraient adopter une stratégie conservatrice afin de favoriser leur propre survie et d'assurer leur potentiel de reproduction future, car un investissement excessif dans la reproduction pourrait compromettre leur survie dans des environnements saisonniers et imprévisibles (Gaillard et al. 2000 ; Ricklefs 2000 ; Bardsen et al. 2008, 2011 ; Therrien et al. 2008).

Dans les régions tempérées et arctiques, les grands herbivores terrestres sont confrontés à des variations marquées dans la disponibilité de la nourriture et adoptent des stratégies de cycle de vie qui diffèrent selon les saisons, deux facteurs qui déterminent les besoins métaboliques et les ressources disponibles pour y répondre. L'hiver est souvent conceptualisé comme un goulot d'étranglement nutritionnel, entraînant la mobilisation des réserves somatiques et précipitant un déclin de la condition physique (Adamczewski et al. 1987 ; Hobbs 1989 ; Parker, Barboza & Stephenson 2005). Dans un environnement imprévisible, les individus doivent s'assurer de conserver pendant l'été des réserves suffisantes pour survivre à un hiver exigeant sur le plan nutritionnel (Bender, Lomas & Browning 2007 ; Bardsen et al. 2008 ; Bärdsen et al. 2010). **Par conséquent**, les réserves nutritionnelles peuvent fluctuer autour de points de consigne ou de seuils saisonniers qui déterminent la régulation des réserves corporelles entre les saisons (Renecker & Samuel 1991) ; **cependant**, les mécanismes impliqués ne sont pas bien compris.

Contrairement à l'hiver, **l'été** est considéré comme une période d'abondance nutritionnelle conduisant à l'accumulation de réserves somatiques et est considéré comme une période critique pour la reconstitution des réserves perdues pendant l'hiver (Mautz 1978 ; Bardsen & Tveraa 2012). **Néanmoins**, la lactation est coûteuse en énergie (Mon 1978), et les réserves somatiques disponibles après l'hiver sont mobilisées par les mères lorsque l'apport

énergétique ne peut pas répondre aux besoins de la lactation (Landete-Castillejos et al. 2003 ; Tollefson et al. 2010). **Par conséquent**, les coûts somatiques de la reproduction peuvent obliger les animaux itératifs à faire un compromis entre l'investissement reproductif actuel et la reproduction et la survie futures (Therrien et al. 2008 ; Bardsen & Tveraa 2012).

Nous avons étudié la dynamique saisonnière des réserves de graisse et de protéines d'un grand mammifère migrateur à partir d'une **étude longitudinale** à long terme sur le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*) dans un environnement très variable, la Sierra Nevada, en Californie, aux États-Unis (Monteith et al. 2011 ; Pierce et al. 2012). Notre objectif était de mettre en évidence les liens entre la nutrition et les caractéristiques du cycle biologique afin de comprendre comment les organismes à longue durée de vie et itératifs équilibrent l'allocation des réserves somatiques à la reproduction et la conservation de réserves comme assurance pour leur survie dans un environnement imprévisible.

L'adaptation à des environnements très variables et saisonniers peut obliger les animaux à se préparer à des périodes de privation alimentaire pendant l'hiver en reconstituant leurs réserves corporelles pendant l'été et en atteignant un niveau de réserves de graisse spécifique à la saison (c'est-à-dire un **seuil** saisonnier ; Schwartz, Hubbert & Franzmann 1988 ; Renecker & Samuel 1991). Les ongulés des climats tempérés et arctiques sont obligés de constituer des réserves de graisse et peuvent posséder des réserves de graisse représentant près de 25% de leur masse corporelle, des niveaux inférieurs à 1% indiquant une malnutrition aiguë (Parker, Barboza & Gillingham 2009 ; Cook et al. 2010). Bärdsen et al. (2008) ont proposé l'hypothèse d'une allocation reproductive sensible au risque, selon laquelle les organismes à longue durée de vie allouent leurs ressources à la reproduction de manière conservatrice afin d'améliorer leur survie et de garantir leur potentiel de reproduction future.

L'allocation reproductive sensible au risque s'aligne sur la théorie du cycle de vie et l'hypothèse de la mère égoïste (Festa-Bianchet & Jorgenson 1998), selon laquelle les femelles ongulées privilégient leur propre survie plutôt que d'investir dans leur progéniture. Nous avons étendu le modèle d'allocation reproductive sensible au risque afin d'englober d'autres traits du cycle biologique. Nous avons émis l'hypothèse que l'allocation des réserves de graisse et de protéines à la survie (c'est-à-dire aux processus métaboliques) et à la reproduction s'effectue dans un cadre sensible au risque, dans lequel la synthèse et le **catabolisme** saisonniers des **réserves somatiques** devraient être les plus sensibles à l'état nutritionnel actuel par rapport aux seuils saisonniers de graisse et de tissu maigre. Sur la base de cette hypothèse globale, nous avons testé **trois** prédictions principales.

Pour éviter le risque de malnutrition pendant l'hiver, l'allocation des réserves corporelles à la gestation ou à la survie devrait être faible pour les individus en relativement mauvaise condition à l'automne par rapport aux individus en meilleure condition. L'allocation des réserves corporelles à la reproduction pendant l'été devrait être plus élevée pour les femelles qui ont des réserves de graisse et de protéines plus importantes après l'hiver ; **en conséquence**, l'accumulation estivale de graisse et de protéines devrait être plus faible pour les femelles dont les coûts de reproduction sont plus élevés.

Le maintien des tissus maigres devrait être une priorité pendant l'été et l'hiver ; les femelles devraient conserver et reconstituer leurs réserves de protéines pendant l'été avant celles de

graisse, et l'abondance des réserves de graisse pendant l'hiver devrait réduire le catabolisme des protéines.

MATERIEL et METHODES

Zone d'étude

Nous avons étudié une population migratrice de cerfs mulets qui résidait dans l'aire d'hivernage de Round Valley (37°24'N, 118°34'O), en Californie, aux États-Unis, pendant environ la période de novembre à avril chaque année, et qui migrait vers les aires d'été de haute altitude de la Sierra Nevada (Monteith et al. 2011). La crête de la Sierra Nevada (ci-après « crête de la Sierra ») délimite nettement le versant ouest du versant est de leur aire de répartition estivale et provoque un effet d'ombre pluviométrique, ce qui se traduit par un dépôt d'humidité trois fois plus important sur le versant ouest et un paysage aride sur le versant est, où commence le désert du Grand Bassin.

Les cerfs mulets qui habitent l'aire d'hivernage de Round Valley ont été soumis aux caprices du climat, associés à des influences de dépendance à la densité (Pierce et al. 2012). Dans cette région, 75% des précipitations très variables (CV = 57%) s'accumulent entre novembre et mars (Monteith et al. 2011). Au cours d'une grave sécheresse, la population de cerfs a diminué de 85% entre 1985 et 1991, principalement en raison du faible taux de survie annuel des adultes (0,65 ; Pierce et al. 2012). Dans cet écosystème du Grand Bassin, l'enneigement hivernal a une influence positive sur la croissance du fourrage des cerfs (Pierce et al. 2012). La rigueur de l'hiver n'est pas un facteur limitant direct, mais la croissance de la population est liée à la proportion de fourrage hivernal primaire (*bitterbrush ; Purshia tridentata*) dans l'alimentation des cerfs en mars, avec des effets concomitants sur leur condition physique (Pierce, Bowyer & Bleich 2004 ; Pierce et al. 2012). Au cours de cette étude, la population hivernale de cerfs mulets est passée d'environ 2 388 animaux en 2002 à un maximum de 3 100 individus en 2005, avant de décliner à 1 864 individus en 2009. La zone d'étude et l'écologie de cette population de cerfs mulets ont été décrites en détail ailleurs (Kucera 1997 ; Pierce, Bowyer & Bleich 2004 ; Monteith et al. 2011 ; Pierce et al. 2012).

Collecte de données

Afin d'évaluer les facteurs qui ont influencé l'accumulation et le catabolisme saisonniers des réserves somatiques, nous avons obtenu des données longitudinales sur l'état nutritionnel des femelles cerfs mulets et avons relié ces données aux caractéristiques individuelles du cycle de vie et au climat. Entre la mi-mars et la mi-novembre 2002-2009, nous avons capturé des femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets dans leur aire d'hivernage à Round Valley à l'aide d'un filet à main tiré depuis un hélicoptère. Chaque animal a été immobilisé, les yeux bandés, puis transporté par hélicoptère vers une station de traitement centrale. Nous avons retiré une canine incisiforme (Bleich et al. 2003) afin de permettre le vieillissement par les anneaux de cément (Matson's Laboratory, Milltown, MT, États-Unis). Nous avons mesuré la masse corporelle à l'aide d'une balance électronique (± 1 kg) et avons équipé chaque animal d'un collier émetteur VHF. Nous avons tenté de capturer toutes les femelles équipées d'un collier émetteur en mars et plus de 50% des femelles équipées d'un collier émetteur en novembre. La plupart des femelles avaient migré vers leur aire d'hivernage avant notre capture de novembre et nous avons sélectionné au hasard des femelles équipées d'un collier émetteur ; nous pensons que notre échantillon de novembre était représentatif de la population (Monteith et al. 2011). Nous avons recapturé les femelles équipées d'un collier émetteur afin

d'obtenir des données longitudinales sur les individus, et de nouvelles femelles non marquées ont été capturées afin de tenter de maintenir plus de 75 femelles équipées d'un collier émetteur. Notre échantillon comprenait 136 femelles adultes individuelles que nous avons capturées en moyenne 4,3 fois (fourchette : 2-14), ce qui a permis d'obtenir 215 transitions saisonnières de novembre à mars (hiver) et 233 transitions saisonnières de mars à novembre (été).

Nous avons déterminé **l'état nutritionnel** des femelles à l'aide de protocoles standard développés pour les cerfs mulets, qui combinaient des mesures de la graisse sous-cutanée de la croupe à l'aide d'une échographie (Aloka 210 ; Aloka, Inc., Wallinford, CT, États-Unis) et une palpation afin d'obtenir un score d'état corporel (Stephenson et al. 2002 ; Cook et al. 2007). Nous avons estimé la graisse corporelle libre d'ingestion (IFBFat) en combinant la masse corporelle, le score de condition physique et l'épaisseur maximale de la graisse de la croupe (Cook et al. 2010). L'IFBFat était faiblement corrélée à la masse corporelle en mars (r^2 = 0,00, n = 822, P = 0,06) et en novembre (r^2 = 0,12, n = 331, P < 0,001). Nous avons également estimé la masse maigre en calculant la masse corporelle ajustée sur une base sans ingestion et sans graisse (Cook et al. 2007, 2010). La masse corporelle sans ingestion et sans graisse (IFFFBMass) était fortement corrélée à la masse corporelle en mars (r^2 = 0,97, n = 822, P < 0,001) et en novembre (r^2 = 0,92, n = 331, P < 0,001). Nous avons soustrait les fœtus et autres produits de conception des estimations de la masse corporelle pour les estimations de mars (Cook et al. 2010). Nous avons déterminé la gestation et le nombre de fœtus par échographie transabdominale à l'aide d'un transducteur de 3 MHz (Stephenson et al. 1995).

Au cours de l'automne, alors que les liens mère-enfant étaient encore intacts, nous avons déterminé le nombre de recrues (c'est-à-dire le nombre de jeunes au pied) pour chaque femelle marquée à leur arrivée dans l'aire d'hivernage entre fin octobre et novembre (Monteith et al. 2011). Les méthodes de recherche et de capture des animaux ont été approuvées par un comité indépendant de protection et d'utilisation des animaux de l'université d'État de l'Idaho (protocole : 650-0410) et ont suivi les directives de l'American Society of Mammalogists (Gannon, Sikes & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists 2007) et du California Department of Fish and Game (CDFG).

Analyses statistiques

Nous avons évalué les transitions saisonnières de l'état des cerfs sur la base de deux variables principales représentatives de la variation absolue des réserves de graisse et de protéines. **Par conséquent**, la variation de l'IFBFat [basée sur des points de pourcentage (pp)] et la variation de l'IFFFBMass (kg) au cours de l'hiver et de l'été ont constitué nos variables de réponse dans quatre analyses distinctes. Nous avons modélisé les variables de réponse en fonction de covariables au niveau de la population et des individus à l'aide de modèles linéaires mixtes (PROC MIXED ; SAS Institute, Cary, Caroline du Nord, États-Unis), avec une structure à mesures répétées afin d'éviter de gonfler les degrés de liberté et de tenir compte de l'autocorrélation potentielle résultant de l'échantillonnage répété de cerfs individuels. Nous avons utilisé le critère d'information d'Akaike ajusté pour les petits échantillons (AIC_c) afin de sélectionner la structure de covariance la mieux adaptée aux mesures répétées (Ferron, Dailey & Yi 2002) parmi celles jugées biologiquement appropriées (Verbeke & Molenberghs

2000 ; Yoccoz, Nichols & Boulinier 2001). Nous avons pris en compte les composantes simples et de variance, la symétrie composée, la puissance spatiale, l'exponentielle spatiale, la gaussienne spatiale et les modèles autorégressifs hétérogènes (Littell et al. 1996). La composante de variance, qui spécifie une covariance intra-individuelle similaire dans le temps, était la structure de covariance la plus appropriée pour la graisse corporelle, tandis que l'autorégression hétérogène, qui spécifie une covariance plus importante entre les mesures plus proches dans le temps, était la meilleure structure pour la masse maigre.

Nous avons modélisé les facteurs liés à la transition saisonnière en deux étapes, en évaluant d'abord les facteurs au niveau de la population ou les facteurs environnementaux. Ensuite, nous avons conservé les variables identifiées comme influentes au niveau de la population (Arnold 2010 ; Monteith et al. 2011) pour la même analyse, en intégrant les variables au niveau individuel. Nous avons mené nos analyses selon cette approche en deux étapes, car les covariables au niveau individuel n'étaient pas disponibles pour chaque animal, et les facteurs au niveau de la population et au niveau individuel peuvent affecter différemment les caractéristiques du cycle de vie (Monteith et al. 2011).

À chaque étape de nos analyses, nous avons évalué toutes les combinaisons possibles de **variables prédictives** qui, selon notre hypothèse, pourraient influencer la transition saisonnière de l'état des cerfs mulets (Yoccoz, Nichols & Boulinier 2001 ; Whittingham et al. 2006 ; Arnold 2010 ; Monteith et al. 2011). Pour chaque modèle, nous avons calculé l'AIC_c, le ΔAIC_c et le poids d'Akaike (w_i ; Burnham & Anderson 2002). Nous avons calculé les estimations des paramètres moyennés du modèle et l'IC à 90% associé, sur la base des écarts-types inconditionnels. Le moyennage des modèles a minimisé les effets des paramètres non informatifs et a ainsi fourni une évaluation prudente de l'importance des variables (Arnold 2010). Nous avons calculé les poids d'importance comme la somme de w_i, pour tous les modèles contenant cette variable particulière (Burnham & Anderson 2002 ; Arnold 2010). Nous avons conservé les variables de l'étape précédente de l'analyse si l'IC à 90% de l'estimation des paramètres moyennés par modèle ne chevauchait pas zéro ou avait un poids d'importance > 0,60 (sensu Arnold 2010).

Variables prédictives

La croissance du buisson amer, principale source de nourriture hivernale du cerf mulet dans la Sierra Nevada (Pierce, Bowyer & Bleich 2004), était principalement déterminée par la teneur en eau du manteau neigeux du mois d'avril précédent, mesurée dans un bassin versant adjacent à Round Valley (Pierce et al. 2012). Comme dans des études précédentes (Sinclair, Dublin & Borner 1985 ; Pierce et al. 2012), nous avons calculé un indicateur de la disponibilité du fourrage en fonction de la densité, basé sur le quotient de la teneur en eau du manteau neigeux au cours du mois d'avril précédent et du nombre estimé de femelles pour cette année-là (manteau neigeux par habitant ; cm par femelle).

Les variables prédictives au niveau de la population comprenaient la température et les précipitations saisonnières, le manteau neigeux par habitant et la moyenne IFBFat des femelles adultes au cours du mois de mars précédent. Nous avons obtenu les données météorologiques quotidiennes auprès d'une station météorologique située à proximité immédiate de la zone de rassemblement printanier des cerfs de Round Valley, et avons calculé

la température quotidienne moyenne et les précipitations totales au printemps, en été et en automne (mai-octobre) et en hiver (novembre-avril ; Monteith et al. 2011). Nous avons inclus la moyenne de l'IBFat du mois de mars précédent, car cette variable fournit une représentation supplémentaire des conditions de l'habitat par rapport à la densité des cerfs. Au niveau de la population, nous avons également inclus la résidence estivale (c'est-à-dire le versant de la crête de la Sierra occupé pendant l'été), car les conditions différaient suffisamment pour justifier de les considérer comme deux groupes distincts (Monteith et al. 2011). Nous avons inclus l'année comme variable prédictive alternative en échange d'autres variables annuelles afin de tenir compte des variations potentielles entre les années qui n'étaient pas expliquées par nos autres variables prédictives. Au niveau individuel, nous avons inclus l'âge (Gaillard et al. 2000), le nombre de fœtus (Pekins, Smith & Mautz 1998), l'IFBFat avant la saison, l'IFFFBMass avant la saison (Bardsen & Tveraa 2012) et le nombre de recrues à l'automne (transition estivale uniquement ; Festa-Bianchet, Gaillard & Jor-genson 1998) correspondant à chaque cerf mulet individuel. Nous avons évalué la multi-colinéarité entre toutes les variables prédictives à chaque étape de l'analyse (tableau SI, informations complémentaires) et n'avons pas laissé des variables fortement corrélées ($r > |0{,}50|$) entrer dans le même modèle (Neter et al. 1996).

Nous avons évalué les interactions entre les variables prédictives qui étaient biologiquement significatives et qui découlaient de nos prédictions en fonction du fait que les intervalles de confiance de l'estimation des paramètres pour le terme d'interaction incluaient zéro et que l'inclusion du terme d'interaction entraînait une amélioration de l'ajustement du modèle à l'aide du modèle global à chaque étape de l'analyse ($< 2\ \Delta AI_C$; Burnham & Anderson 2002). Aucun des termes d'interaction que nous avons étudiés n'était significatif ou n'entraînait une amélioration de l'ajustement du modèle. Ils ont donc été retirés des analyses, car l'inclusion de termes d'interaction peut modifier les estimations moyennes du modèle de la contrepartie indépendante de ces termes. De même, pour les modèles spécifiques à l'âge, nous avons conservé l'effet quadratique de l'âge (âge^2) dans un ensemble de modèles uniquement si son inclusion entraînait une amélioration de l'ajustement du modèle. Afin de représenter au mieux les relations entre une variable prédictive spécifique et une variable de réponse dans les figures, nous avons utilisé le meilleur modèle ($\Delta AIC_c = 0$) de toutes les combinaisons possibles de variables et modélisé les effets attendus (axe y) de la variable d'intérêt (axe x) dans la plage observée, tout en maintenant les autres variables constantes à leur moyenne.

RESULTATS

Dynamique hivernale

La moyenne IFBFat et IFFFBMass (± SE) des femelles adultes en mars 2002-2009 était respectivement de 6,38 ± 0,15% et 37,17 ± 0,39 kg. La variation moyenne de l'IFBFat absolu au cours de l'hiver était de -3,41 ± 0,16 point de pourcentage (pp), mais variait de -16,7 à 6,7 pp selon les individus. La variation moyenne de l'IFFF-FBMass au cours de l'hiver était de -2,17 ± 0,31 kg et variait de -15,08 à 12,39 kg selon les individus. Sur les 215 individus suivis pendant l'hiver, 75,8% ont vu leur IFBFat diminuer, tandis que 74,0% ont vu leur IFFFBMass diminuer, ce qui indique que certaines femelles ont accumulé de la graisse et des protéines pendant l'hiver.

Au niveau de la population, la variation de l'IFBFat pendant l'hiver variait principalement en fonction du lieu de résidence pendant l'été et de l'épaisseur de la couche de neige par habitant,

et était positivement corrélée, bien que de manière non significative, à l'IFBFat moyen en mars$_{t-1}$ (Tableau 1).

Tableau 1. Estimations des paramètres moyennes du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike issues d'une analyse visant à déterminer les facteurs qui influent sur la variation (en points de pourcentage) de la graisse corporelle non ingérée (IFBFat) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets pendant l'hiver (novembre-mars), évaluées au niveau de la population (n = 215) et des individus (n = 201), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

			90% CI		
Level	Parameter	Estimate	Lower	Upper	Importance weight
Population	Summer residency	1·68[a]	0·48	2·88	0·95
	Per capita snowpack	−106·84[a]	−172·07	−41·82	0·98
	Winter temperature	−0·005	−0·063	0·007	0·01
	Winter precipitation	−0·006	−0·015	0·004	0·01
	Mean Mar IFBFat$_{t-1}$	0·13	−0·33	0·59	0·57
	Year	n/a	n/a	n/a	0·00
Individual	Summer residency	0·041	−0·20	0·28	0·45
	Per capita snowpack	36·30[a]	7·03	65·53	1·00
	Age	−0·16[a]	−0·24	−0·072	0·94
	Foetal number	0·61[a]	0·21	1·01	0·99
	Nov IFBFat	−0·84[a]	−0·89	−0·78	1·00

Les variables identifiées comme influentes ont été incluses dans les niveaux d'analyse inférieurs et ont été considérées comme influentes si leur IC à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur poids d'importance était > 0,60.
[a]Les estimations des paramètres adjacentes indiquent que les IC à 90% ne chevauchent pas zéro.

Les femelles qui ont passé l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra ont perdu plus de graisse pendant l'hiver que celles qui ont résidé sur le versant est. Cette relation s'est toutefois estompée au niveau individuel après avoir pris en compte l'IFBFat avant la saison, car les femelles résidant sur le versant ouest étaient systématiquement plus grasses à l'automne (Tableau 1). **De même**, mais contrairement à nos attentes, l'enneigement par habitant était négativement corrélé à la variation de l'IFBFat pendant l'hiver au niveau de la population. **Néanmoins**, après avoir pris en compte l'IFBFat des individus entrant dans l'hiver, l'enneigement par habitant était positivement corrélé à la variation de l'IFBFat pendant l'hiver, ce qui indique qu'un enneigement par habitant plus important réduisait la perte de graisse pendant l'hiver. Bien que la résidence estivale, l'enneigement par habitant et l'IFBFat moyen en mars aient présenté des relations similaires avec l'IFFFBMass (comme ils l'ont fait avec l'IFBFat), aucun n'a eu d'effet significatif au niveau de la population (Tableau 2).

Au niveau individuel, les changements hivernaux de l'IFBFat et de l'IFFFBMass étaient étroitement liés à leurs valeurs respectives avant l'hiver (Tableaux 1 et 2). Les femelles individuelles présentant une IFBFat plus élevée en novembre ont perdu plus de graisse corporelle absolue pendant l'hiver que les femelles entrant dans l'hiver en mauvaise condition (Fig. 1a). **De même**, le catabolisme de la masse maigre des femelles pendant l'hiver était directement lié à la quantité d'IFFFBMass au début de l'hiver (Fig. 1b). Le catabolisme et l'accroissement des tissus adipeux et maigres étaient tous deux évidents pendant l'hiver, ce qui implique que les individus présentaient des seuils saisonniers dans ces tissus. Les estimations du modèle indiquaient que le seuil moyen après l'hiver (aucun changement net pendant l'hiver) pour l'IFBFat était de 5,81% (IC à 90%, 5,32-6,25%). Pour une année moyenne, les modèles prédisaient un gain de 0 à 84 pp d'IFBFat pendant l'hiver pour chaque point de pourcentage en dessous de 5,81% d'IFBFat en novembre. Le seuil post-hivernal pour l'IFFBMass était de 32,7 kg (IC à 90%, 29,2-35,2 kg), avec des gains prévus de 0,39 kg pendant l'hiver pour chaque réduction de 1 kg de la masse maigre par rapport à ce seuil au début de l'hiver (Tableau 2).

Tableau 2. Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike issues d'une analyse visant à déterminer les facteurs qui influent sur la variation (kg) de la masse corporelle sans ingestion et sans graisse (IFFFBMass) des femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets pendant l'hiver (novembre-mars), évaluées au niveau de la population (n = 215) et des individus (n = 201), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

			90% CI		
Level	Parameter	Estimate	Lower	Upper	Importance weight
Population	Summer residency	0·61	−0·16	1·38	0·78
	Per capita snowpack	−49·08	−119·06	20·91	0·90
	Winter temperature	0·099	−0·063	0·26	0·10
	Winter precipitation	−0·011	−0·033	0·011	0·05
	Mean Mar $IFBFat_{t-1}$	0·15	−0·24	0·55	0·55
	Year	n/a	n/a	n/a	0·00
Individual	Summer residency	0·087	−0·51	0·68	0·61
	Per capita snowpack	−58·63	−123·51	5·25	1·00
	Age	0·64[a]	0·011	1·28	0·58
	Age^2	−0·038[a]	−0·075	−0·001	0·58
	Foetal number	1·66[a]	0·97	2·34	1·00
	Nov IFFFBMass	−0·39[a]	−0·47	−0·31	1·00
	Nov IFBFat	0·090[a]	0·014	0·17	0·68

IFBFat, graisse corporelle sans ingestion ; IFFFBMass, masse corporelle sans ingestion et sans graisse.
Les variables identifiées comme influentes ont été incluses dans les niveaux d'analyse inférieurs et ont été considérées comme influentes si leur IC à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était > 0,60.
[a]Les estimations des paramètres adjacentes indiquent que les IC à 90% ne chevauchent pas zéro.

La variation hivernale de l'IFBFat était linéairement liée à l'âge, les femelles plus âgées perdant davantage de graisse pendant l'hiver (Tableau 1 ; Figure S1, informations complémentaires) ; **cependant**, la variation de l'IFFFBMass pendant l'hiver présentait une relation curvilinéaire avec l'âge (Tableau 2), indiquant que les individus d'âge moyen catabolisaient moins de masse maigre que les femelles plus jeunes (< 5 ans) ou plus âgées (> 12 ans ; Figure S1, informations complémentaires). Contrairement aux coûts supposés associés à la gestation, la perte de graisse IFB et de masse IFFB au cours de l'hiver a diminué à mesure que le nombre de fœtus augmentait (Tableaux 1 et 2). Même après avoir pris en compte les niveaux d'IFBFat et d'IFFFBMass avant la saison, les femelles mères ont catabolisé 0,61 point de pourcentage d'IFBFat et 1,66 kg d'IFFFBMass en moins pendant l'hiver pour chaque fœtus supplémentaire (Fig. 2).

Dynamique estivale

La moyenne de la graisse IFB et de la masse IFFB (± SE) en novembre 2002-2008 était respectivement de 9,73 ± 0,22% et 38-97 ± 0,33 kg. La variation moyenne de l'IFBFat absolu pendant l'été était positive (2-47 ± 0-27 pp), mais variait de -9,4 à 16,5 pp. La variation moyenne (± SE) de l'IFFFBMass pendant l'été était également positive (2,74 ± 0,29) et variait entre -9,9 et 19,3 kg selon les individus. Sur les 233 transitions saisonnières que nous avons observées au cours de l'été, 68 à 8% des individus ont augmenté leur masse graisseuse, tandis que 73,8% ont augmenté leur masse maigre.

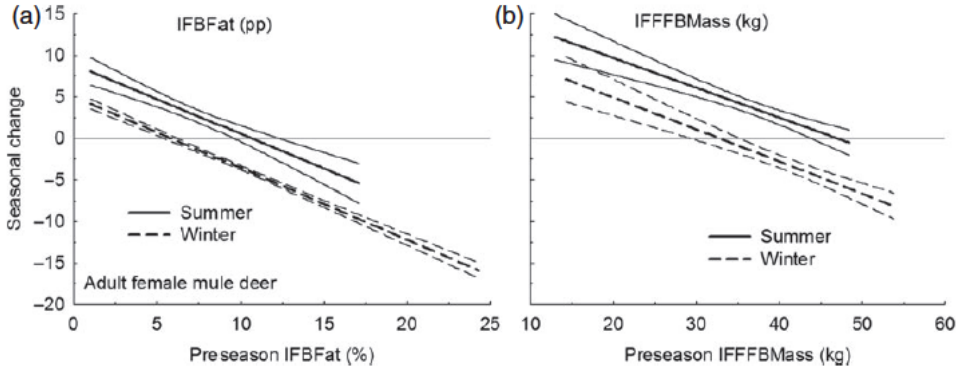

Fig. 1. Effet estimé (±90% IC) de la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) avant la saison sur la variation absolue de l'IFBFat (**a**) et de la masse maigre avant la saison (IFFFBMass) sur la variation de l'IFFFBMass (**b**) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets pendant l'été (mars-novembre) et l'hiver (novembre-mars), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

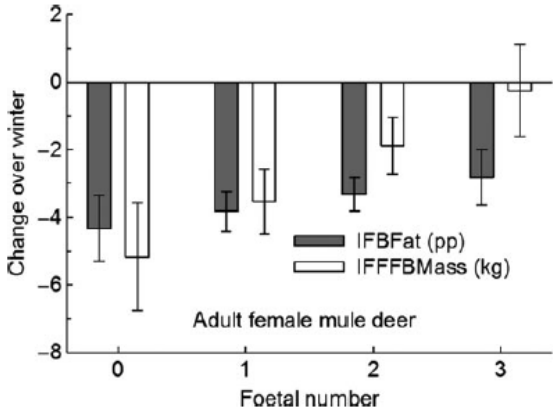

Fig. 2. Effet estimé (±90% IC) du nombre de fœtus sur la variation absolue de la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) et de la masse corporelle sans graisse et sans ingestion (IFFFBMass) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets pendant l'hiver (novembre-mars), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

Le dépôt de graisse au cours de l'été était lié à des facteurs démographiques, notamment la résidence estivale, l'enneigement par habitant, la température estivale et l'IFBFat moyen en mars (Tableau 3). Les femelles vivant à l'ouest de la crête de la Sierra ($\bar{x}$ ± SE ; 3,6 ± 0,34 pp) ont accumulé plus de graisse au cours de l'été que celles vivant à l'est (1,4 ± 0-33 pp). Une couche de neige par habitant plus importante et des températures estivales plus fraîches ont été associées à une plus grande accumulation de graisse au cours de l'été (Tableau 3). Le développement de la masse maigre au cours de l'été était également associé à la qualité des pâturages estivaux et à des étés plus frais et plus humides (Tableau 4). Les femelles qui ont passé l'été à l'ouest de la crête de la Sierra ont accumulé plus de masse maigre (3,5 ± 0,39 kg) que les femelles résidant à l'est (2,1 ± 0,42 kg).

Au niveau de la population, la moyenne de l'IFBFat en mars était négativement corrélée à la variation de l'IFBFat au cours de l'été (Tableau 3). **Cependant**, après l'intégration des covariables individuelles, l'effet de la moyenne de l'IFBFat en mars a changé de signe, indiquant que des niveaux globaux de graisse plus élevés en mars entraînaient une augmentation du dépôt de graisse au cours de l'été. Le contraire s'est produit au niveau individuel (Tableau 3) : un IFBFat plus élevé en mars a entraîné un dépôt de graisse plus faible pendant l'été (Fig. 1a). Le dépôt de graisse et la masse maigre pendant l'été étaient fortement associés à l'état nutritionnel des individus avant la saison, mais les seuils de graisse estivaux ont été modifiés par l'investissement reproductif et la qualité de l'habitat (Tableaux

3 et 4). Les **seuils** de graisse en automne ont diminué de 2,75 pp pour chaque recrue supplémentaire, mais étaient supérieurs de 1,86 pp pour les femelles qui ont passé l'été sur le versant ouest de la crête de la Sierra (Fig. 3). On prévoyait que les femelles individuelles gagneraient 0,76 pp en IFBFat en automne pour chaque diminution de 1 pp de la graisse en mars en dessous de ces seuils. **De même**, les seuils automnaux de masse maigre ont diminué de 1,23 kg pour chaque recrue supplémentaire, passant de 48,6 kg (IC à 90%, 45,2 à 54,8 kg) pour les femelles résidant du côté ouest et de 43,7 kg (IC à 90%, 40,9 à 48,3 kg) pour les femelles du côté est. Des gains de 0,33 kg de masse maigre étaient attendus pendant l'été pour chaque diminution de 1 kg de la masse maigre en mars en dessous des seuils susmentionnés.

Tableau 3. Estimations des paramètres moyennes du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike issues d'une analyse visant à déterminer les facteurs qui influent sur la variation (en points de pourcentage) de la graisse corporelle non ingérée (IFBFat) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets au cours de l'été (mars-novembre), évaluées au niveau de la population (n = 233) et des individus (n = 221), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

			90% CI		
Level	Parameter	Estimate	Lower	Upper	Importance weight
Population	Summer residency	−2·24[a]	−3·13	−1·30	1·00
	Per capita snowpack	106·30[a]	30·39	182·21	1·00
	Summer temperature	−0·35	−0·063	0·086	0·70
	Summer precipitation	0·017	−0·016	0·049	0·23
	Mean Mar IFBFat	−0·62[a]	−1·16	−0·071	0·85
	Year	n/a	n/a	n/a	0·00
Individual	Summer residency	−1·86[a]	−2·69	−0·94	1·00
	Per capita snowpack	125·36[a]	61·67	189·05	1·00
	Summer temperature	−0·10	−0·39	0·18	0·50
	Mean Mar IFBFat	0·78[a]	0·17	1·39	0·91
	Age	−0·043	−0·20	0·12	1·00
	Foetal number	−0·43	−1·13	0·27	1·00
	Mar IFBFat	−0·76[a]	−0·96	−0·56	1·00
	Recruitment number	−2·75[a]	−3·38	−2·12	1·00

Les variables identifiées comme influentes ont été incluses dans les niveaux d'analyse inférieurs et ont été considérées comme influentes si leur IC à 90% ne chevauchait pas zéro ou si leur pondération d'importance était > 0,60.
[a]Adjacent aux estimations des paramètres indique que les IC à 90% ne chevauchent pas zéro.

Lorsque des pertes de graisse et de masse maigre se produisaient pendant l'été, elles étaient principalement dues aux coûts de reproduction (Tableaux 3 et 4), un recrutement automnal plus important entraînant une réduction du dépôt, voire un catabolisme, des réserves de graisse et de protéines (Figure 4). Les femelles des deux côtés de la crête de la Sierra ont stocké des graisses pendant l'été lorsqu'un seul jeune ou moins était recruté ; **cependant**, le recrutement de deux jeunes ou plus entraînait une perte prévue de graisse IFB au cours d'un été moyen (Figure 4a). Bien que le développement des tissus maigres pendant l'été ait également diminué à mesure que le recrutement augmentait (Tableau 4), les protéines étaient soit utilisées avec plus de parcimonie, soit moins limitées dans l'alimentation, car le stockage dans les tissus maigres se produisait lorsque jusqu'à deux jeunes étaient recrutés. Le catabolisme des tissus maigres n'était prévu que pour les femelles du versant est lorsque trois petits étaient recrutés avec succès (Fig. 4b).

Tableau 4. Estimations des paramètres moyens du modèle, intervalles de confiance et pondérations d'importance d'Akaike issues d'une analyse visant à déterminer les facteurs qui influent sur la variation (kg) de la masse corporelle sans ingestion et sans graisse (IFFFBMass) des femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets au cours de l'été (mars-novembre), évaluées au niveau de la population (n = 233) et des individus (n = 221), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

Level	Parameter	Estimate	90% CI Lower	90% CI Upper	Importance weight
Population	Summer residency	−1·55[a]	−2·50	−0·60	0·97
	Per capita snowpack	−55·16	−143·22	32·90	0·99
	Summer temperature	−1·062[a]	−1·71	−0·42	0·95
	Summer precipitation	0·13[a]	0·16	0·23	0·68
	Mean Mar IFBFat	−0·18	−0·63	0·26	0·58
	Year	n/a	n/a	n/a	0·00
Individual	Summer residency	−1·90[a]	−2·82	−0·98	0·99
	Per capita snowpack	−27·77	−98·19	42·64	0·99
	Summer temperature	−0·78[a]	−1·37	−0·19	0·89
	Summer precipitation	0·20[a]	0·096	0·31	0·93
	Age	0·034	−0·13	0·20	1·00
	Foetal number	−1·26[a]	−1·99	−0·52	1·00
	Mar IFFFBMass	−0·33[a]	−0·42	−0·24	1·00
	Recruitment number	−1·23[a]	−1·95	−0·52	0·98
	Mar IFBFat	−0·82	−0·17	0·005	0·56

IFBFat, graisse corporelle sans ingestion ; IFFFBMass, masse corporelle sans ingestion et sans graisse.
Les variables identifiées comme influentes ont été incluses dans les niveaux d'analyse inférieurs et ont été considérées comme influentes si leur IC à 90% ne recouvrait pas zéro ou si leur poids d'importance était > 0,60.
[a]Adjacent aux estimations des paramètres indique que les IC à 90% ne recouvrent pas zéro.

Graisse *vs.* protéines

Les réserves de graisse et de protéines ont été mobilisées en fonction de leurs niveaux respectifs avant la saison pendant l'hiver et l'été, mais les graisses et les protéines ont été facilement catabolisées pendant l'hiver (Fig. 1) ; seules les graisses ont été facilement catabolisées pendant l'été (Fig. 1). Conformément à ces observations, la variation de la masse IFFFBMass pendant l'hiver était positivement corrélée à la masse IFBFat avant la saison (Fig. 5). Au cours d'une année moyenne, les variations de la masse IFFFBMass pendant l'été étaient principalement positives, indépendamment de la masse IFFFBMass avant la saison, de la masse IFBFat ou du recrutement automnal (Fig. 1b).

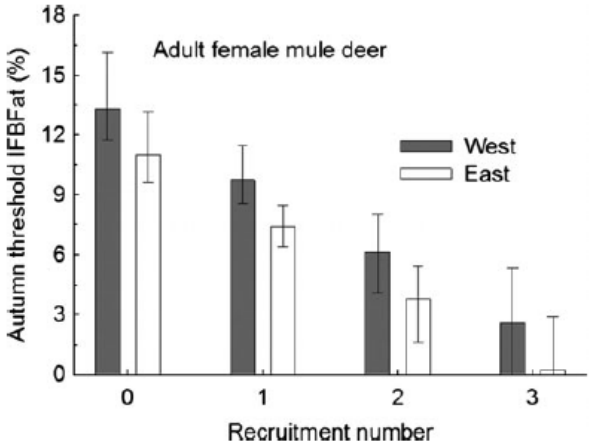

Fig. 3. Effet estimé (±90% IC) du recrutement des jeunes sur le seuil automnal de graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets, Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

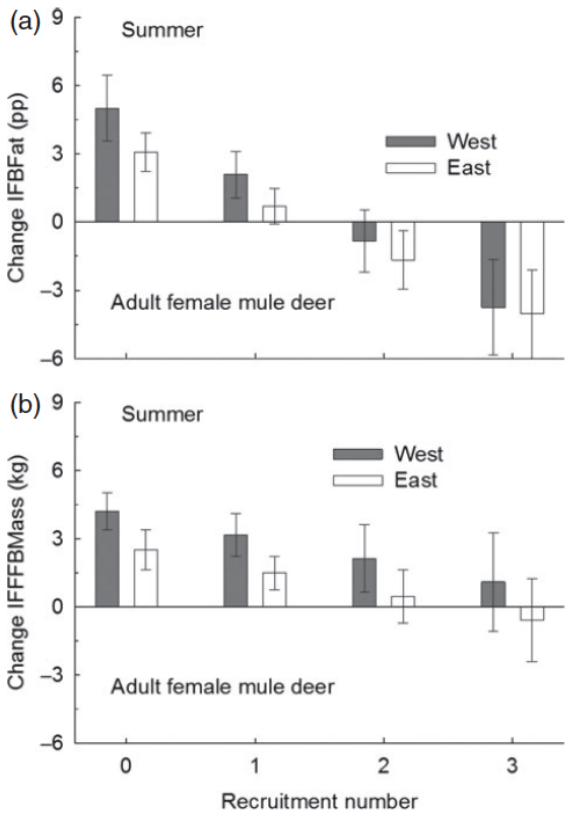

Fig. 4. Effet estimé (±90% IC) du recrutement des jeunes sur la variation absolue de la graisse corporelle sans ingestion (IFBFat) et de la masse maigre (IFFFBMass) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets au cours de l'été (mars-novembre), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

DISCUSSION

La connaissance des dynamiques saisonnières des réserves nutritionnelles et de leur répartition entre survie et reproduction est importante pour comprendre l'interaction entre les stratégies de cycle de vie et l'adéquation nutritionnelle de l'environnement (Parker, Barboza & Gillingham 2009). **Néanmoins**, les preuves empiriques de ces relations sont rares, car elles nécessitent des études à long terme et **individuelles** (Monteith et al. 2009 ; Clutton-Brock & Sheldon 2010). Nos recherches apportent un soutien empirique à l'hypothèse selon laquelle l'allocation des réserves corporelles à la survie et à la reproduction s'inscrit dans un cadre sensible au risque pour les mammifères à longue durée de vie (Bardsen et al. 2008), **mais** que le risque et l'allocation subséquente des réserves corporelles aux composantes de la condition physique diffèrent selon les saisons et sont modifiés par l'investissement reproductif. La **graisse corporelle** a été utilisée de préférence aux protéines pendant l'hiver, mais la **masse maigre** a été facilement catabolisée pour soutenir la survie pendant l'hiver, à mesure que les réserves de graisse s'épuisaient. **À l'inverse**, la masse maigre a été épargnée pendant l'été, tandis que la graisse a été catabolisée pour soutenir les coûts de reproduction. Dans l'ensemble, l'accumulation et le catabolisme des réserves corporelles pendant l'été et l'hiver dépendaient en grande partie de la quantité de ces réserves au début de la saison, ce qui indique que la régulation de l'état individuel dépendait de **l'état**. Les individus en mauvaise condition physique ont partiellement compensé la réduction des réserves de graisse et de protéines pendant les deux saisons ; nous avons documenté des gains de réserves de graisse et de protéines pendant l'hiver et des baisses pendant l'été pour certains individus, ce qui est **contraire** au dogme de l'accumulation estivale et du catabolisme hivernal des réserves corporelles chez les herbivores des régions tempérées. Les seuils estivaux des réserves de graisse et de protéines ont été affectés par le recrutement de jeunes,

ce qui suggère que, bien que l'allocation des ressources à la reproduction ait été largement déterminée par les réserves disponibles (c'est-à-dire qu'elle était sensible au risque), les coûts énergétiques associés à la sécurisation de l'investissement reproductif actuel ont modifié l'allocation des ressources.

Dynamique hivernale

Les grands herbivores présentent des variations saisonnières de l'appétit et de la consommation alimentaire volontaire, qui dépendent tous deux de la demande métabolique, des changements physiologiques et des adaptations à la vie dans des environnements où la disponibilité alimentaire est abondante ou insuffisante selon les saisons (Mon 1978 ; Parker et al. 1996 ; Tyler et al. 1999 ; Rhind, Archer & Adam 2002). **Cependant**, la régulation de la consommation volontaire et la dynamique qui en résulte pour la condition physique ne sont pas rigides, mais varient d'un individu à l'autre (Schwartz, Hubbert & Franzmann 1988 ; Sibbald 1997 ; Rhind, Archer & Adam 2002 ; Fauchald et al. 2004). **En moyenne**, les réserves absolues de graisse et de protéines ont diminué au cours de l'hiver chez les femelles cerfs mulets, ce qui correspond à la perception générale des conditions hivernales pour les ongulés des zones tempérées (Mautz 1978) ; **cependant**, la mobilisation des tissus adipeux et maigres s'est produite en fonction des niveaux pré-saisonniers de ces tissus (Fig. 1). **Par conséquent**, les niveaux automnaux de réserves de graisse et de protéines par rapport aux **seuils** post-hivernaux ont régulé les changements dans ces tissus au fur et à mesure que l'hiver progressait (Renecker & Samuel 1991 ; Bärdsen & Tveraa 2012).

Dans une étude sur le contrôle de l'apport alimentaire des ruminants, Arnold (1985:82) a suggéré que l'équilibre énergétique est probablement contrôlé par la taille des réserves de graisse. Le catabolisme des réserves corporelles pendant l'hiver s'est produit en fonction de la taille de ces réserves chez le cerf mulet (cette étude), le cerf à queue noire (*O. hemionus* ; Parker et al. 1996), le caribou (*Rangifer tarandus* ; Fauchald et al. 2004 ; Dale et al. 2008 ; Bärdsen et al. 2010), le wapiti d'Amérique du Nord (*Cervus elaphus* ; Cook et al. 2004), le bœuf musqué (*Ovibus mochatus* ; Gustine, Barboza & Lawler 2010) et les ruminants domestiques (Chilliard et al. 2000). Il est à noter qu'environ 25% des femelles cerfs mulets que nous avons suivies pendant sept hivers ont réussi à stopper le catabolisme hivernal et même à stocker de la graisse et du tissu maigre. Les individus ont apparemment régulé leur consommation alimentaire et leur métabolisme en fonction de la proximité de leur état nutritionnel par rapport à un seuil post-hivernal. **En effet**, les taux d'ingestion (Arnold 1985 ; Schwartz, Hubbert & Franzmann 1988 ; Sibbald 1997) et la sélection du fourrage (Frost, Launchbaugh & Taylor 2008) par les grands herbivores sont soumis à un fort contrôle endogène.

La capacité des individus à stopper le catabolisme hivernal des tissus peut toutefois être affectée par les conditions environnementales et l'habitat (Tableau 1 ; Couturier et al. 2009). Par exemple, les jeunes cerfs mulets (< 1-5 ans) en captivité sont capables de grandir tout au long de l'hiver (Renecker & Samuel 1991), alors que dans des conditions difficiles, les jeunes cerfs mulets perdent plus de 26% de leur masse corporelle pendant l'hiver (Doman & Rasmussen 1944).

De nombreuses preuves indiquent que les réserves maternelles de protéines sont utilisées pour soutenir la croissance fœtale (Adamezewski et al. 1987 ; Barboza & Parker 2008 ; Gustine, Barboza & Lawler 2010) ; **cependant**, les changements dans les réserves

maternelles de protéines et de graisses au cours de l'hiver étaient contraires aux coûts gestationnels attendus (Fig. 2). Nous avons mesuré l'état nutritionnel au début du troisième trimestre de gestation, période pendant laquelle plus de 90% des coûts énergétiques de la gestation sont engagés (Pekins, Smith & Mautz 1998). **Par conséquent**, les femelles gestantes ont apparemment conservé leurs réserves de protéines pendant l'hiver afin de maintenir leurs tissus corporels en prévision du dépôt d'azote endogène dans les tissus fœtaux pour favoriser la croissance fœtale tout en consommant une alimentation de mauvaise qualité, ce qui peut être possible grâce au recyclage de l'azote lorsque les coûts de gestation sont faibles (Parker, Barboza & Stephenson 2005 ; Barboza & Parker 2008 ; Gustine, Barboza & Lawler 2010). **Alternativement**, la relation contradictoire entre le nombre de fœtus et les changements dans la composition corporelle que nous avons observée pourrait avoir été causée par un facteur non mesuré.

Dynamique estivale

Si les mères sont incapables de répondre aux besoins énergétiques et protéiques de la lactation, elles doivent réduire leur production de lait, mobiliser leurs tissus maternels ou utiliser une combinaison des deux stratégies (Festa-Bianchet 1998 ; Chan-McLeod, White & Russell 1999 ; Oftedal 2000 ; Cook et al. 2004), ce qui entraîne un coût immédiat de reproduction (Landete-Castillejos et al. 2003 ; Tollefson et al. 2010). **Par conséquent**, l'investissement dans la reproduction pendant l'été est compensé par l'accumulation de réserves corporelles afin d'améliorer la survie pendant l'hiver (Fauchald et al. 2004). **En effet**, l'accumulation estivale de graisses et de protéines a diminué avec l'augmentation des coûts de reproduction par rapport à la qualité des pâturages estivaux (Fig. 4).

À l'appui de la théorie selon laquelle les organismes à longue durée de vie devraient investir dans la reproduction dans un cadre sensible au risque (Stearns 1992 ; Festa-Bianchet 1998 ; Bardsen et al. 2008), l'allocation des réserves de graisse et de protéines à la reproduction était fonction de l'état nutritionnel des femelles après l'hiver (Fig. 1). **Néanmoins**, l'atteinte d'un seuil dans les réserves nutritionnelles au cours de l'été a été modulée par les coûts de reproduction (Fig. 3) ; les femelles ont cherché à garantir leur investissement reproductif en favorisant la survie de leurs petits au **détriment** des réserves somatiques automnales (Festa-Bianchet 1998 ; Festa-Bianchet & Jorgenson 1998 ; Landete-Castillejos et al. 2003). Le seuil automnal des réserves de graisse a diminué de 2 à 75 pp avec chaque recrue supplémentaire, passant d'environ 12% de graisse IFB pour les femelles qui n'ont pas réussi à recruter de petits. **En moyenne**, les femelles ayant plus de 8,6% de graisse IFB après l'hiver ont alloué leurs réserves de graisse directement à la reproduction lorsqu'elles ont élevé un petit. Les femelles reproductrices ont adopté une stratégie de reproduction sensible au risque en investissant dans leur progéniture en fonction des réserves de graisse et des ressources alimentaires disponibles, mais la relation entre l'allocation et l'état maternel a été modifiée par les coûts d'une reproduction réussie (Fig. 3).

Contributions saisonnières

Les écologistes travaillant dans les paysages tempérés et arctiques cherchent souvent à identifier les limites saisonnières qui régulent la croissance des populations (Adamczewski et al. 1987 ; Christianson & Creel 2007). Nos résultats et ceux d'autres études suggèrent que le report nutritionnel entre les saisons et les différentes stratégies de cycle de vie qui se produisent dans chaque aire saisonnière diminuent l'intérêt de séparer leurs effets interactifs

et collectifs (Harrison et al. 2011 ; Bärdsen & Tveraa 2012). Les limitations nutritionnelles dans les aires estivales sont moins aiguës et moins évidentes que dans les aires hivernales, en partie parce que les femelles ajustent leurs dépenses de reproduction en fonction de leur état nutritionnel. Les femelles qui ont réussi à recruter des jeunes étaient systématiquement en moins bonne condition nutritionnelle que celles qui ont moins bien réussi (Fig. 4), car la mobilisation des réserves lipidiques était nécessaire pour assurer le succès de la progéniture actuelle (Landete-Castillejos et al. 2003 ; Bradford et al. 2012).

Le fait d'entrer dans l'hiver dans un état nutritionnel médiocre, principalement en raison des dépenses liées à la reproduction et de la qualité des zones d'été, a modifié la régulation hivernale des réserves corporelles (Fig. 1), ce qui **souligne** le rôle de la nutrition estivale sur la dynamique nutritionnelle et les décisions comportementales des individus pendant l'hiver. Dans d'autres systèmes où la disponibilité alimentaire pendant l'hiver peut être tout aussi difficile, mais où les conditions météorologiques sont plus rigoureuses (Sather 1997), les femelles qui dépensent des ressources en dessous des seuils automnaux peuvent ne pas être en mesure de compenser leur mauvais état nutritionnel.

Un risque accru de malnutrition hivernale pourrait se traduire par un avantage sélectif pour les femelles qui sont plus conservatrices en matière d'investissement reproductif (Fauchald et al. 2004 ; Bardsen et al. 2008, 2010, 2011). **Par conséquent**, les contributions estivales et hivernales à la nutrition ne sont pas indépendantes ; elles interagissent au contraire pour influencer les stratégies de cycle de vie, les performances reproductives et la survie.

Graisse *vs.* protéines

Les cycles saisonniers de prise de masse corporelle au printemps et en été, suivis d'une perte de masse pendant l'hiver, caractérisent les schémas saisonniers de développement de la masse corporelle des ongulés des régions tempérées (Parker et al. 1996 ; Tyler et al. 1999). La masse corporelle seule était un indicateur fiable des réserves de protéines, mais elle n'était que faiblement corrélée aux réserves de graisse. **En effet**, les changements saisonniers sous-jacents de la masse corporelle sont des fluctuations de la graisse et des protéines corporelles (Torbit et al. 1985 ; Barboza & Parker 2008), qui sont importantes pour différents aspects du cycle de vie (Barboza, Parker & Hume 2009). La graisse corporelle constitue une source d'énergie labile qui est efficacement synthétisée et catabolisée, tandis que les protéines corporelles ont des fonctions structurelles et peuvent être une source labile d'azote pour la reproduction, mais leur conversion en source d'énergie est moins efficace que celle des graisses (Barboza, Parker & Hume 2009). La mobilisation des réserves lipidiques pour répondre aux besoins métaboliques est considérée comme normale, tandis que le recours aux tissus maigres pour combler un déficit énergétique est un **signe** de **malnutrition** accrue (Torbit et al. 1985 ; Parker et al. 1996).

Selon l'hypothèse sensible au risque, les grands herbivores devraient mobiliser préférentiellement les graisses pendant l'hiver (Torbit et al. 1985 ; Parker et al. 1996) et reconstituer et conserver leurs réserves de protéines pendant l'été. À l'appui de cette prédiction, après avoir pris en compte les tissus maigres avant l'hiver, les femelles ayant des réserves de graisse plus importantes ont catabolisé moins de tissus maigres pendant l'hiver que celles qui sont entrées dans l'hiver dans un mauvais état nutritionnel (Fig. 5). Les femelles cerfs mulets ont toutefois facilement catabolisé les tissus maigres (variation moyenne

pendant l'hiver lorsqu'ils étaient disponibles (Fig. 1b)), vraisemblablement pour soutenir leur fonction métabolique.

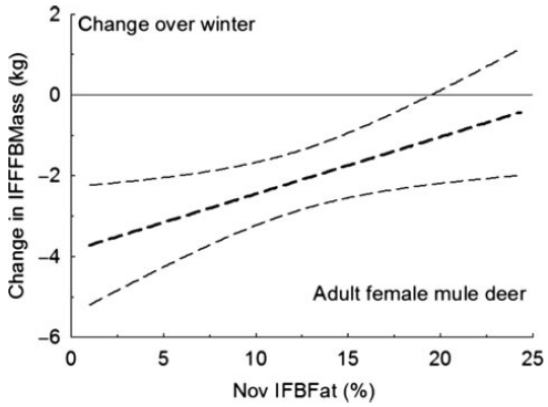

Fig. 5. Effet estimé (±90% IC) de la graisse corporelle ingérée avant la saison (novembre) sur la variation absolue de la masse maigre (IFFFBMass) chez les femelles adultes (> 1 an) de cerfs mulets pendant l'hiver (novembre-mars), Sierra Nevada, Californie, États-Unis, 2002-2009

Comme cela est également évident chez les cerfs mulets en captivité (Renecker & Samuel 1991), les protéines disponibles pour le catabolisme pendant l'hiver étaient basées sur la quantité de tissus maigres supérieure à un seuil post-hivernal (33 kg). En dessous de ce seuil, les femelles cerfs mulets étaient capables d'arrêter le catabolisme des protéines et, dans certains cas (26% des cerfs), de synthétiser des protéines pendant l'hiver. **En revanche**, le seuil automnal de tissu maigre était rarement maintenu pendant l'hiver (7% des observations), ce qui indique qu'en moyenne, le tissu maigre était principalement synthétisé et rarement alloué à la reproduction pendant l'été (Figures 1 et 4b). **En effet**, les ruminants allouent d'abord leur énergie à l'entretien, puis au dépôt de protéines et enfin à la lipogenèse (Chan-McLeod, White & Russell 1999).

La conservation des tissus maigres pendant la reproduction et l'utilisation plus libérale des protéines pour répondre aux besoins métaboliques pendant l'hiver corroborent les stratégies de reproduction conservatrices proposées pour les herbivores à longue durée de vie (Festa-Bianchet & Jorgenson 1998 ; Bärdsen et al. 2008, 2010). Ces résultats indiquent en outre que les réserves de lipides et de protéines servent de monnaies d'échange différentes. Les réserves de **protéines** peuvent être utilisées pour soutenir la **croissance fœtale** (Barboza & Parker 2008 ; Gustine, Barboza & Lawler 2010), mais elles servent **principalement** d'assurance contre la **malnutrition** hivernale, tandis que les réserves de **lipides** constituent une source d'énergie universelle pour la survie et la reproduction (Figures 1 et 4).

Conclusions

La dynamique saisonnière des réserves corporelles des cerfs mulets a démontré qu'un certain nombre d'hypothèses concernant l'écologie nutritionnelle des grands herbivores sont en contradiction avec les preuves empiriques. **Premièrement**, l'hypothèse longtemps admise selon laquelle les ongulés des zones tempérées ne peuvent pas répondre aux besoins métaboliques dans les zones d'hivernage est trompeuse : la mort n'est pas une conséquence inévitable d'un hiver en mauvaise condition physique (King & Murphy 1985). Bien que le maintien de l'état nutritionnel et la survie dépendent tous deux de la sévérité des conditions hivernales (Christianson & Creel 2007 ; Couturier et al. 2009 ; Bärdsen & Tveraa 2012), la

consommation de fourrage est soumise à de forts contrôles endogènes, et les individus peuvent être capables de compenser le fait d'entrer dans l'hiver dans un mauvais état nutritionnel. **Deuxièmement**, en accord avec un nombre croissant de publications (Cook et al. 2004 ; Dale et al. 2008 ; Couturier et al. 2009), la limitation de la qualité nutritionnelle des pâturages estivaux est souvent, mais à tort, minimisée, en partie parce que les femelles ongulées ajustent leurs dépenses reproductives en fonction de leur état nutritionnel, ce qui masque les effets de la nutrition estivale. **Troisièmement**, les apports nutritionnels des pâturages saisonniers ne sont pas indépendants, car les gains et les déficits nutritionnels d'une saison affectent l'état nutritionnel d'un individu à l'entrée de la saison suivante.

À son tour, l'état nutritionnel détermine les décisions relatives au cycle de vie et la régulation des réserves corporelles ; ainsi, de nombreux traits du cycle de vie peuvent dépendre autant des apports nutritionnels de la saison précédente que de ceux de la saison en cours.

References

Adamczewski, J.Z., Gates, C.C., Hudson, R.J. & Price, M.A. (1987) Seasonal changes in body composition of mature female caribou and calves (*Rangifer tarandus groenlandicus*) on an arctic island with limited winter resources. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 1149–1157.

Arnold, G.W. (1985) Regulation of forage intake. *Bioenergetics of Wild Herbivores* (eds R.J. Hudson & R.G. White), pp. 81–102. CRC Press, Boca Raton, FL.

Arnold, T.W. (2010) Uninformative parameters and model selection using Akaike's Information Criterion. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1175–1178.

Barboza, P.S. & Parker, K.L. (2008) Allocating protein to reproduction in Arctic reindeer and caribou. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81**, 835–855.

Barboza, P.S., Parker, K.L. & Hume, I.D. (2009) *Integrative Wildlife Nutrition*. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, Germany.

Bårdsen, B.-J. & Tveraa, T. (2012) Density dependence vs. density independence – linking reproductive allocation to population abundance and vegetation greenness. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 364–376.

Bårdsen, B.-J., Fauchald, P., Tveraa, T., Langeland, K., Yoccoz, N.G. & Ims, R.A. (2008) Experimental evidence of a risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Ecology*, **89**, 829–837.

Bårdsen, B.-J., Tveraa, T., Fauchald, P. & Langeland, K. (2010) Observational evidence of risk-sensitive reproductive allocation in a long-lived mammal. *Oecologia*, **162**, 627–639.

Bårdsen, B.-J., Henden, J.-A., Fauchald, P., Tveraa, T. & Stien, A. (2011) Plastic reproductive allocation as a buffer against environmental stochasticity – linking life history and population dynamics to climate. *Oikos*, **120**, 245–257.

Bender, L.C., Lomas, L.A. & Browning, J. (2007) Condition, survival, and cause-specific mortality of adult female mule deer in north-central New Mexico. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1118–1124.

Bleich, V.C., Stephenson, T.R., Holste, N.J., Snyder, I.C., Marshal, J.P., McGrath, P.W. & Pierce, B.M. (2003) Effects of tooth extraction on body condition and reproduction of mule deer. *Wildlife Society Bulletin*, **31**, 233–236.

Bradford, A.L., Weller, D.W., Punt, A.E., Ivashchenko, U.V., Burdin, A. M., VanBlaricom, G.R. & Borwnell, R.L. Jr (2012) Leaner leviathans: body condition variation in a critically endangered whale population. *Journal of Mammalogy*, **93**, 251–266.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information Theoretic Approach*, 2nd edn. Springer-Verlag, New York, NY.

Chan-McLeod, A.C.A., White, R.G. & Russell, D.E. (1999) Comparative body composition strategies of breeding and nonbreeding female caribou. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1901–1907.

Festa-Bianchet, M. (1998) Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecology Letters*, **1**, 91–94.

Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M. & Jorgenson, J.T. (1998) Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist*, **152**, 367–379.

Festa-Bianchet, M. & Jorgenson, J.T. (1998) Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology*, **9**, 144–150.

Frost, R.A., Launchbaugh, K.L. & Taylor, C.A. Jr (2008) Age and body condition of goats influence consumption of juniper and monoterpene-treated feed. *Rangeland Ecology and Management*, **61**, 48–54.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N.G., Loison, A. & Tõigo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 367–393.

Gannon, W.L., Sikes, R.S. & the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2007) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, **88**, 809–823.

Gustine, D.D., Barboza, P.S. & Lawler, J.P. (2010) Dynamics of body protein and the implications for reproduction in captive muskoxen (*Ovibos moschatus*) during winter. *Physiological and Biochemical Zoology*, **83**, 687–697.

Harrison, X.A., Blount, J.D., Inger, R., Norris, D.R. & Bearhop, S. (2011) Carry-over effects as drivers of fitness differences in animals. *Journal of Animal Ecology*, **80**, 4–18.

Hobbs, N.T. (1989) Linking energy balance to survival in mule deer: development and test of a simulation model. *Wildlife Monographs*, **101**, 1–39.

Jönsson, K.I. (1997) Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*, **78**, 57–66.

King, J.R. & Murphy, M.E. (1985) Periods of nutritional stress in the annual cycles of endotherms: fact or fiction? *American Zoologist*, **25**, 955–964.

Kucera, T.E. (1997) Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 550–560.

Landete-Castillejos, T., García, A., Gómez, J.Á. & Gallego, L. (2003) Lactation under food constraints in Iberian red deer *Cervus elaphus*

Chilliard, Y., Ferlay, A., Faulconnier, Y., Bonnet, M., Rouel, J. & Bocquier, F. (2000) Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. *Proceedings of the Nutrition Society*, **59**, 127–134.

Christianson, D.A. & Creel, S. (2007) A review of environmental factors affecting elk winter diets. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 164–176.

Clutton-Brock, T. & Sheldon, B.C. (2010) Individuals and populations: the role of long-term, individual-based studies of animals in ecology and evolutionary biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**, 562–573.

Cook, J.G., Johnson, B.K., Cook, R.C., Riggs, R.A., Delcurto, T., Bryant, L.D. & Irwin, L.L. (2004) Effects of summer-autumn nutrition and parturition date on reproduction and survival of elk. *Wildlife Monographs*, **155**, 1–61.

Cook, R.C., Stephenson, T.R., Myers, W.L., Cook, J.G. & Shipley, L.A. (2007) Validating predictive models of nutritional condition for mule deer. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1934–1943.

Cook, R.C., Cook, J.G., Stephenson, T.R., Myers, W.L., McCorquodale, S.M., Vales, D.J., Irwin, L.L., Hall, P.B., Spencer, R.D., Murphie, S.L., Schoenecker, K.A. & Miller, P.J. (2010) Revisions of rump fat and body scoring indices for deer, elk, and moose. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 880–896.

Couturier, S., Côté, S.D., Huot, J. & Otto, R.D. (2009) Body-condition dynamics in a northern ungulate gaining fat in winter. *Canadian Journal of Zoology*, **87**, 367–378.

Dale, B.W., Adams, L.G., Collins, W.B., Joly, K., Valkenburg, P. & Tobey, R. (2008) Stochastic and compensatory effects limit persistence of variation in body mass of young caribou. *Journal of Mammalogy*, **89**, 1130–1135.

Doman, E.R. & Rasmussen, D.I. (1944) Supplemental winter feeding of mule deer in northern Utah. *Journal of Wildlife Management*, **8**, 317–338.

Fauchald, P., Torkild, T., Henaug, C. & Yoccoz, N. (2004) Adaptive regulation of body reserves in reindeer, *Rangifer tarandus*: a feeding experiment. *Oikos*, **107**, 583–591.

Ferron, J., Dailey, R. & Yi, Q. (2002) Effects of misspecifying the first-level error structure in two-level models of change. *Multivariate Behavioral Research*, **37**, 379–403.

Pierce, B.M., Bleich, V.C., Monteith, K.L. & Bowyer, R.T. (2012) Top-down versus bottom-up forcing: evidence from mountain lions and mule deer. *Journal of Mammalogy*, **93**, 977–988.

Renecker, L.A. & Samuel, W.M. (1991) Growth and seasonal weight changes as they relate to spring and autumn set points in mule deer. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 744–747.

Rhind, S.M., Archer, Z.A. & Adam, C.L. (2002) Seasonality of food intake in ruminants: recent developments in understanding. *Nutrition Research Reviews*, **15**, 43–65.

Ricklefs, R.E. (2000) Density dependence, evolutionary optimization, and the diversification of avian life histories. *Condor*, **102**, 9–22.

Schwartz, C.C., Hubbert, M.E. & Franzmann, A.W. (1988) Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *Journal of Wildlife Management*, **52**, 26–33.

Sibbald, A.M. (1997) The effect of body condition on the feeding behaviour of sheep with different times of access to food. *Animal Science*, **64**, 239–246.

Sinclair, A.R.E., Dublin, H. & Borner, M. (1985) Population regulation of Serengeti wildebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia*, **65**, 266–268.

Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Stephenson, T.R., Testa, J.W., Adams, G.P., Sasser, R.G., Schwartz, C.C. & Hundertmark, K.J. (1995) Diagnosis of pregnancy and twinning in moose by ultrasonography and serum assay. *Alces*, **31**, 167–172.

Stephenson, T.R., Bleich, V.C., Pierce, B.M. & Mulcahy, G.P. (2002) Validation of mule deer body composition using in vivo and post-mortem indices of nutritional condition. *Wildlife Society Bulletin*, **30**, 557–564.

Sæther, B.-E. (1997) Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 143–149.

Therrien, J.-F., Côté, S.D., Festa-Bianchet, M. & Ouellet, J.-P. (2008) Maternal care in white-tailed deer: trade-off between maintenance and reproduction under food restriction. *Animal Behaviour*, **75**, 235–243.

Tollefson, T.N., Shipley, L.A., Meyers, W.L., Keisler, D.H. & Dasgupta, N. (2010) Influence of summer and autumn nutrition on body condition and reproduction in lactating mule deer. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 974–986.

Torbit, S.C., Carpenter, L.H., Swift, D.M. & Alldredge, A.W. (1985) Differential loss of fat and protein by mule deer during winter. *Journal of Wildlife Management*, **49**, 80–85.

Tyler, N.J.C., Fauchald, P., Johansen, O. & Christiansen, H.R. (1999) Seasonal inappetence and weight loss in female reindeer in winter. *Ecological Bulletins*, **47**, 105–116.

Verbeke, G. & Molenberghs, G. (2000) *Linear Mixed Models for Longitudinal Data*. Springer–Verlag, New York, NY.

Whittingham, M.J., Stephens, P.A., Bradbury, R.B. & Freckleton, R.P. (2006) Why do we still use stepwise modeling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1182–1189.

Williams, G.C. (1966) Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist*, **100**, 687–690.

Yoccoz, N.G., Nichols, J.D. & Boulinier, T. (2001) Monitoring biological diversity in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 446–453.

Received 15 March 2012; accepted 1 October 2012
Handling Editor: Ian Montgomery