

Influence de la masse corporelle et des conditions environnementales sur le risque de mortalité hivernale d'un ongulé nordique : preuves d'un goulot d'étranglement de survie à la fin de l'hiver

Received: 22 October 2018 | Revised: 6 November 2019 | Accepted: 20 November 2019
DOI: 10.1002/ece3.6026

ORIGINAL RESEARCH

Ecology and Evolution
WILEY

Influence of body mass and environmental conditions on winter mortality risk of a northern ungulate: Evidence for a late-winter survival bottleneck

Todd M. Kautz¹  | Jerrold L. Belant¹ | Dean E. Beyer Jr.² | Bronson K. Strickland³ | Jared F. Duquette⁴

Résumé

1. Le **lien** entre les conditions météorologiques hivernales et la **survie** des ongulés du Nord est établi depuis longtemps ; toutefois, compte tenu du rôle que peuvent jouer les conditions biologiques (par exemple, **l'état nutritionnel**) et environnementales (par exemple, les conditions météorologiques), il est important de déterminer quels facteurs limitants potentiels ont le plus d'influence.

2. Notre objectif était d'examiner les effets potentiels de facteurs individuels (masse corporelle et âge) et extrinsèques (rigueur de l'hiver et conditions de fonte des neiges) sur l'ampleur et le moment de la mortalité chez les femelles adultes (> 2,5 ans) de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus* (Zimmerman, 1780)) entre février et mai dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis.

3. Cent cinquante cerfs ont été capturés et suivis entre 2009 et 2015 dans deux zones présentant des niveaux d'enneigement variables. Le taux de survie entre février et mai variait de 0,24 à 0,89 (moyenne = 0,69) d'une année à l'autre. Le risque de mortalité augmentait de 1,9% à chaque unité d'augmentation de l'indice cumulatif de rigueur hivernale, diminuait de 8,2% à chaque jour sans neige cumulé et diminuait de 4,3% à chaque kg d'augmentation de la masse corporelle. L'âge et l'épaisseur hebdomadaire de la neige n'ont pas influencé la survie hebdomadaire des cerfs. La prédation, principalement par les coyotes (*Canis latrans* [Say, 1823]) et les loups (*Canis lupus* [L., 1758]), représentait 78% des mortalités dont la cause était connue.

4. Nos résultats suggèrent que la **sévérité hivernale cumulative**, et peut-être dans une moindre mesure **l'état physique** des cerfs à l'entrée dans l'hiver, ont eu un impact sur la survie hivernale des cerfs. **Cependant, le moment de la fonte des neiges au printemps est apparu comme le facteur le plus déterminant de la mortalité des cerfs à la fin de l'hiver dans notre étude.** Cela confirme l'hypothèse selon laquelle la nutrition et les besoins énergétiques liés aux conditions météorologiques jouent tous deux un rôle important dans l'écologie hivernale des ongulés du Nord. **Selon ce modèle, un retard de plusieurs semaines dans la**

fonte des neiges au printemps pourrait exercer une influence considérable sur la survie des cerfs, entraînant un goulot d'étranglement de survie.

MOTS-CLÉS : *Canis latrans*, *Canis lupus*, mortalité par cause spécifique, *Odocoileus virginianus*, conditions météorologiques, indice de rigueur hivernale

1. INTRODUCTION

L'identification des facteurs limitants pour les animaux dont le cycle de vie évolue au fil des saisons nécessite parfois de comprendre les périodes intra-annuelles de **rareté des ressources** (par exemple, Ashmole, 1963). Pour les ongulés vivant dans les milieux nordiques, l'hiver est généralement une période de bilan énergétique négatif, durant laquelle le fourrage fournit un certain apport énergétique, mais où la plupart des individus dépendent fortement des réserves de graisse accumulées au cours de l'été et de l'automne précédents pour survivre jusqu'au verdissement printanier (ci-après dénommé « modèle d'intégration nutritionnelle » ; Mautz, 1978 ; Parker, Barboza et Gillingham, 2009). Selon ce modèle, un goulot d'étranglement annuel de survie pourrait survenir au moment de la fonte des neiges si l'intensité et la durée de l'hiver sont suffisantes pour épuiser les réserves énergétiques d'une partie importante de la population (Parker et al., 2009).

Une prédiction importante du **modèle d'intégration nutritionnelle** est que l'ampleur des goulots d'étranglement de survie de fin d'hiver est influencée par plusieurs mécanismes : la rigueur de l'hiver (par exemple, l'épaisseur de la neige et la température) détermine le taux de dépense énergétique, la durée de la couverture neigeuse détermine la durée pendant laquelle un bilan énergétique négatif persiste, et les réserves de graisse corporelle emmagasinées avant l'hiver lors des saisons de recherche de nourriture précédentes déterminent la quantité d'énergie disponible avant de succomber à la mort par famine ou à d'autres causes affectant les animaux affaiblis (Parker et al., 2009). L'importance de la survie en **fin d'hiver** pour la dynamique des populations d'ongulés nordiques a été reconnue (par exemple, Clutton-Brock, Price, Albon et Jewell, 1991 ; Metz, Smith, Vucetich, Stahler et Peterson, 2012) ; **cependant**, il reste difficile de déterminer quels facteurs individuels ou environnementaux limitent les populations d'ongulés sauvages à la fin de l'hiver en raison des interactions possibles entre les conditions biologiques (par exemple, l'état nutritionnel) et environnementales (par exemple, les conditions météorologiques) (Wang et al., 2009).

Chez la plupart des grandes espèces d'ongulés, la survie des femelles adultes est généralement **plus élevée**, plus stable et moins sensible aux changements environnementaux que celle des juvéniles ou des mâles adultes (Gaillard & Yoccoz, 2003 ; McCullough, 1979). En Amérique du Nord et en Europe, les femelles ongulées peuvent avoir une durée de vie supérieure à 15 ans (Loison, Festa-Bianchet, Gaillard, Jorgenson et Julien, 1999), mais succombent généralement à l'un des nombreux facteurs de mortalité (par exemple, la prédation, la famine, la maladie, les blessures, l'exposition aux intempéries) avant d'atteindre leur longévité maximale potentielle (Delgiudice, Fieberg, Riggs, Carstenson Powell et Pan, 2006 ; Ericsson et Wallin, 2001). L'ampleur et le moment de la mortalité chez les femelles adultes d'ongulés vivant en liberté dans les régions tempérées sont influencés par l'habitat, les prédateurs et les conditions météorologiques, la mortalité non liée à la chasse atteignant souvent son pic en hiver (Gaillard, Festa-Bianchet et Yoccoz, 1998 ; Forrester et Wittmer, 2012). **Par conséquent**, identifier les conditions qui entraînent un risque élevé de mortalité chez les

ongulés en hiver est essentiel pour comprendre quels mécanismes sont susceptibles de limiter la croissance des populations.

Pour les populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus* [Zimmerman 1780] ; **Figure 1** ; ci-après « cerfs ») situées près de la limite nord de l'aire de répartition de l'espèce, la fin de l'hiver est une période de rareté des ressources caractérisée par un bilan énergétique négatif, de faibles réserves de graisse et une forte concentration de cerfs au sein d'un habitat hivernal adapté (DelGiudice, Mech, Kunkel, Gese et Seal, 1992 ; Dumont, Ouellet, Crête et Huot, 2005 ; Mautz, 1978 ; Nelson, 1995). **Par conséquent**, la mortalité des adultes due à la prédation et à la malnutrition dans les populations de cerfs du nord est généralement la plus élevée en hiver, en particulier entre mars et avril (DelGiudice, Riggs, Joly et Pan, 2002 ; DePerno, Jenks, Griffin et Rice, 2000 ; Dumont, Crête, Ouellet, Huot et Lamoureux, 2000 ; Van Deelen, Campa, Haufler et Thompson, 1997 ; Whitlaw et al., 1998).



FIG. 1. Cerf à queue blanche avançant dans la neige à la fin de l'hiver dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis

Déterminer quels facteurs climatiques hivernaux sont les plus étroitement liés à la survie des cerfs constitue un enjeu important pour les gestionnaires de ces populations. La relation entre les conditions climatiques hivernales et la survie des cerfs du Nord a conduit de nombreux organismes de gestion des ressources naturelles à adopter des indices annuels de rigueur hivernale (WSI) pour prédire les tendances des populations de cervidés (Verme, 1968 ; Leckenby et Adams, 1986 ; Chadwick, 2002 ; Delgiudice et al., 2002 ; Duquette et al., 2014). **En général**, l'épaisseur de la neige et la température sont considérées comme des facteurs prédictifs importants de la mortalité des cerfs, le vent jouant parfois un rôle important dans les habitats plus ouverts. **De plus**, le moment de la fonte des neiges au printemps peut être un facteur important lorsqu'on évalue la rigueur de l'hiver pour les cerfs. Le fait de ne pas tenir compte de la **période intermédiaire** de l'hiver et de ne considérer que les premiers et derniers mois de la saison peut permettre d'obtenir un meilleur indice des effets climatiques sur les cerfs (Verme, 1977), **et l'épaisseur de la neige au printemps peut influencer certains aspects de l'écologie du cerf de Virginie du Nord**, notamment son comportement migratoire (Nelson, 1995), le choix de l'habitat (Beier & McCullough, 1990) et la mortalité natale (Verme, 1977).

La péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, présente un gradient géographique des conditions d'enneigement qui varie considérablement d'une année à l'autre en raison de

l'influence climatique des Grands Lacs. Historiquement, la croissance de la population de cerfs dans la péninsule supérieure a été associée aux variations des conditions météorologiques hivernales, tant sur le plan temporel que géographique (Doepker, Beer & Donovan, 1995 ; Leopold, Sowls & Spencer, 1947). La population de cerfs de la péninsule supérieure a décliné en raison d'hivers rigoureux consécutifs en 1995-1996 et 1996-1997, mais ne s'est pas entièrement rétablie au cours des 15 années suivantes, tandis que la population de loups gris (*Canis lupus* [L. 1758]), en cours de recolonisation, a augmenté pendant cette même période (Département des ressources naturelles du Michigan [MDNR], 2010, 2015). Les effets nutritionnels néfastes de l'hiver dans le Michigan peuvent entraîner une mortalité importante chez les cerfs, même en l'absence de prédateurs (Case & McCullough, 1987), mais certaines conditions météorologiques hivernales peuvent faciliter la prédation des ongulés par les loups, soit en limitant la mobilité des proies (par exemple, neige profonde ou croûtée), soit en provoquant une dégradation nutritionnelle qui affaiblit les proies (Mech & Peterson, 2003 ; Mech, Smith, Murphy et MacNulty, 2001 ; Telfer et Kelsall, 1984 ; Vucetich et al., 2012). Ces événements ont suscité des incertitudes quant à la manière dont les cerfs de la Péninsule supérieure sont influencés par les conditions hivernales en présence de prédateurs, et quant à savoir si la mortalité hivernale limite la croissance de la population de cerfs.

Notre objectif était de vérifier si les schémas de survie des cerfs à la fin de l'hiver correspondaient aux prévisions du modèle d'intégration nutritionnelle et de déterminer quels mécanismes influençaient le plus fortement la survie. La mortalité par cause spécifique chez les femelles adultes de cerfs de Virginie a été étudiée en fonction de l'âge des cerfs, de leur masse corporelle, de la profondeur de la neige, des effets cumulés des conditions météorologiques hivernales (décrites dans la section « Méthodes ») et des effets cumulés des jours sans neige dans deux zones présentant des quantités de chutes de neige différentes. Nous avons fondé nos prévisions sur l'hypothèse selon laquelle les cerfs maintiennent généralement un bilan énergétique négatif pendant l'hiver aux latitudes septentrionales, que les conditions météorologiques déterminent le rythme de ce déclin nutritionnel, et que la survie dépend de la conservation des réserves énergétiques **jusqu'à la fonte des neiges au printemps**. Nous avons prédit que le risque de mortalité des cerfs augmenterait avec une plus grande épaisseur de neige, un nombre réduit de jours sans neige entre février et mai, des classes d'âge plus âgées et plus jeunes (hors âge optimal), ainsi qu'une masse corporelle décroissante.

2. MATERIEL et METHODES

2.1. Sites d'étude

Les données ont été recueillies dans deux zones d'étude situées dans la péninsule supérieure du Michigan, ci-après dénommées « zone d'étude à **faible** enneigement » et « zone d'étude à enneigement **moyen** ». Ces deux zones d'étude abritaient des populations de loups gris, de coyotes (*Canis latrans* [Say 1823]) et de lynx roux (*Lynx rufus* [Schreber 1777]). La zone d'étude à faibles chutes de neige s'étendait sur 319 km² dans le comté de Menominee (45°24'00"N 87°30'00"O ; **Figure 2**). Les précipitations annuelles moyennes s'élevaient à 72,5 cm de pluie et 128,8 cm de neige (moyennes de 1971 à 1996, Michigan Climatology Office, 2013a). Les températures moyennes en janvier et en juillet étaient respectivement de -8°C et 19°C (PRISM Climate Group, 2016). Les couvertures végétales dominantes comprenaient les

zones humides boisées (52%), la forêt de feuillus (14%) et les terres agricoles (14%). Les 20% restants se composaient de forêts de conifères, de forêts mixtes, de zones urbanisées, de zones humides herbacées, d'arbustes et d'eaux libres (Fry et al., 2011).

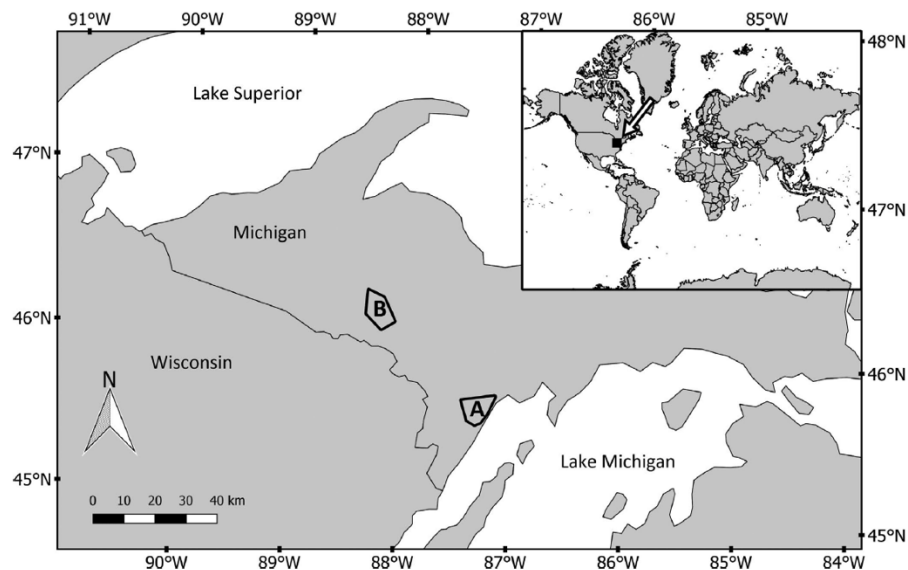


FIG. 2. Localisation des zones d'étude à faible enneigement (A) et à enneigement moyen (B) dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, 2009-2015

La zone d'étude à enneigement moyen couvrait 341 km² à proximité du réservoir de Michigamme (46°14'00"N 88°13'00"O ; Figure 2) et se situait à 65 km au nord-ouest de la zone d'étude à faible enneigement. Les précipitations annuelles moyennes s'élevaient à 52 cm de pluie et 179 cm de neige (moyennes de 1951 à 1980, Michigan Climatology Office, 2013b). Les températures moyennes en janvier et en juillet étaient respectivement de -13°C et 18°C (PRISM Climate Group, 2016). La couverture végétale était principalement constituée de forêts de feuillus (38%), de zones humides boisées (29%), de forêts mixtes (13%) et de forêts de conifères (6%) (Fry et al., 2011).

2.2. Capture et manipulation des cerfs

Des femelles adultes de cerfs de Virginie ont été capturées entre février et avril 2009-2011 dans la zone d'étude à faible enneigement, et entre février et mars 2013-2015 dans la zone d'étude à enneigement moyen. Nous avons capturé les cerfs principalement à l'aide de pièges Clover (Clover, 1956) appâtés avec du maïs décortiqué, de la luzerne et/ou de la mélasse, et avons occasionnellement utilisé des filets-cans. Les cerfs ont été maîtrisés, les yeux bandés, puis immobilisés par une injection intramusculaire de chlorhydrate de kétamine (Putney, Inc., Portland, ME, États-Unis) et de chlorhydrate de xylazine (Lloyd Laboratories, Shenandoah, IA, États-Unis), mélangés dans un rapport de 4:1 et à une concentration de 100 mg/ml (Duquette, Belant, Beyer et Svoboda, 2013). Pour chaque cerf, la masse corporelle a été enregistrée et l'âge estimé en prélevant une canine incisive inférieure afin de déterminer l'âge du cerf par comptage des anneaux de ciment (Gilbert, 1966 ; voir Nelson [2002] pour un résumé des aspects éthiques et des effets du prélèvement dentaire) au Centre de diagnostic pour la population et la santé animale du MDNR (Lansing, MI, États-Unis). Nous avons examiné les cerfs pour détecter une éventuelle gestation (caruncles hypertrophiées, utérus dilaté et fœtus) à l'aide d'une échographie et avons posé des émetteurs si des signes de gestation étaient observés.

Chaque cerf dont la gestation avait été confirmée a été équipé d'un collier VHF doté d'un interrupteur de mortalité lié au mouvement activé après 8 heures (modèle M2510B ; Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minnesota, États-Unis), ainsi que d'un **émetteur vaginal** avec interrupteur de température et émetteur d'événements précis permettant d'enregistrer l'heure de la baisse de température à intervalles d'une demi-heure pendant une **durée maximale de 128 heures** (modèle M3930 ; Advanced Telemetry Systems, Isanti, Minnesota, États-Unis). Avant sa remise en liberté, chaque biche a reçu une injection intraveineuse ou intramusculaire de chlorhydrate de yohimbine (ZooPharm, Laramie, WY, États-Unis) afin de neutraliser les effets du chlorhydrate de xylazine (Duquette et al., 2013 ; Kreeger, Arnemo et Raath, 2002). Toutes les procédures de manipulation des animaux ont été approuvées par le Comité institutionnel de protection et d'utilisation des animaux de l'Université d'État du Mississippi, Mississippi State, MS, États-Unis (numéro de protocole 12-012).

Les cerfs ont été suivis chaque semaine à l'aide d'un système de télémétrie aérienne ou au sol. Lorsqu'un signal de mortalité était détecté, la date et la cause du décès étaient déterminées à partir des restes du cerf et des traces trouvées sur le lieu de la mortalité. Pour les cas de prédation, les indices présents sur le site (par exemple, empreintes, excréments, blessures par perforation causées par des canines et perturbation du site) ont été comparés aux rapports publiés sur les mises à mort spécifiques à chaque prédateur afin d'estimer l'espèce de prédateur en cause (Mech, Frenzel et Karns, 1971 ; Nelson et Mech, 1986). Les cas de mortalité ont été classés comme « prédatons non identifiées » si le lieu de la mortalité présentait des indices de prédation (par exemple, du sang dans la neige environnante, des hémorragies sur la peau ou les tissus), mais que les indices étaient insuffisants pour attribuer une espèce de prédateur ou si des indices de la présence de plusieurs espèces de prédateurs étaient présents. L'état de malnutrition des animaux morts a été évalué à partir de l'épaisseur de la graisse de la croupe et de l'état de la moelle osseuse (Mech, 2008) ou en soumettant les carcasses à une autopsie en laboratoire réalisée par un pathologiste de la faune sauvage. Dans 68% des cas de mortalité, les enquêtes ont eu lieu moins de 5,3 jours après le moment de la mortalité et la date de mortalité a été déterminée à la demi-heure près à l'aide du code d'événement précis des émetteurs implantés dans le vagin. Pour les 32% restants de cas de mortalité pour lesquels plus de 5,3 jours s'étaient écoulés, la date de mortalité a été estimée en combinant l'état de décomposition de la carcasse, l'état de la couverture neigeuse et les enregistrements télémétriques.

2.3. Données météorologiques et estimations de la densité des cerfs

La zone de collecte des données relatives aux variables météorologiques a été déterminée en calculant le polygone convexe minimal des positions de télémétrie aérienne des cerfs à la mi-mars, en regroupant toutes les années au sein de chaque zone d'étude. 92% des positions télémétriques des cerfs enregistrées pendant les périodes de couverture neigeuse entre novembre et mai se situaient à l'intérieur de ces polygones. Les estimations quotidiennes de l'épaisseur de neige du 1^{er} novembre au 31 mai pour chaque hiver ont été obtenues à partir de données d'une résolution de 0,4 km, issues du Système d'assimilation des données sur la neige du Centre national de données sur la neige et la glace (National Operational Hydrologic Remote Sensing Center, 2004), puis **moyennées** pour chaque zone d'étude. Les valeurs quotidiennes de température minimale ont été obtenues à partir d'estimations par télédétection fournies par le PRISM Climate Group (2016) au centre de gravité de chaque

zone d'étude. Un indice quotidien de rigueur hivernale a été calculé en attribuant d'abord un point à chaque jour si la température minimale était inférieure à $-17,8^{\circ}\text{C}$ et un point si l'épaisseur de neige était supérieure à 38,1 cm (Delgiudice et al., 2002). À partir de là, un **indice cumulatif** de rigueur hivernale a été calculé en additionnant les valeurs quotidiennes pour chaque hiver à compter du 1^{er} novembre.

Les jours sans neige ont été définis comme les jours compris entre le 1^{er} février et le 31 mai où l'épaisseur moyenne de la neige **était inférieure à 7 cm**, une épaisseur qui a été associée à des transitions comportementales et alimentaires chez les cerfs au printemps (Beier & McCullough, 1990). Nous avons émis **l'hypothèse** que le risque de mortalité des cerfs réagirait progressivement aux conditions sans neige au printemps, car les gains de masse des cerfs de Virginie au printemps sont progressifs (Delgiudice et al., 1992). **Par conséquent**, le nombre de jours sans neige a été additionné quotidiennement pour obtenir le nombre cumulé de jours sans neige à partir du 1^{er} février de chaque hiver ; cette valeur a ensuite été moyennée au sein de chaque intervalle de survie hebdomadaire en tant que covariable variant dans le temps, afin de refléter un éventuel effet cumulatif dans la relation entre le risque de mortalité des cerfs et la fonte des neiges au printemps.

2.4. Analyse de survie

L'influence des facteurs sur la survie hebdomadaire des biches adultes du 1^{er} février au 31 mai a été évaluée à l'aide de modèles de Cox à risques proportionnels à effets mixtes, dans le package « come » (Therneau, 2016) pour le langage de programmation R (R Core Team, 2016). Étant donné que les cerfs capturés à l'aide de pièges Clover et de filets-fusées peuvent présenter une mortalité liée à la myopathie de capture (Beringer, Hansen, Wilding, Fisher et Sheriff, 1996), ils n'ont été inclus dans les modèles de survie qu'à partir de deux semaines après leur capture. Les cerfs d'un an capturés dans le cadre de cette étude présentant des profils de masse corporelle et de taux de gestation différents de ceux des cerfs plus âgés (Duquette, Belant, Beyer, Jr et Svoboda, N. J., 2012), l'analyse de survie a été limitée aux cerfs âgés de plus de 2,5 ans.

Les covariables biologiques du risque de mortalité des cerfs comprenaient l'âge (en années) et la masse corporelle. La survie des femelles adultes devait suivre une **courbe parabolique** atteignant un pic entre 5 et 6 ans avant de décliner (Delgiudice et al., 2006) ; l'âge a donc été modélisé sous la forme d'un terme polynomial quadratique. La masse corporelle des cerfs diminuant avec la date de capture (voir la section « Résultats » pour les résultats de la régression temps-masse), les estimations de pente issues des régressions linéaires de la masse corporelle des femelles adultes en fonction de la date de capture pour chaque année ont été utilisées pour normaliser la masse corporelle au 1^{er} février (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998).

Des covariables variant dans le temps (Therneau, Crowson et Atkinson, 2016) ont été incluses pour l'indice cumulatif de rigueur hivernale, le nombre cumulé de jours de fonte des neiges et la profondeur de neige, estimés pour chaque semaine de l'année en calculant la moyenne des valeurs quotidiennes sur chaque intervalle de survie hebdomadaire. Un plan d'expérience à entrée échelonnée a été utilisé pour tenir compte des dates de capture variables des cerfs (Pollock, Winterstein, Buck et Curtis, 1989).

Les zones d'étude à **faible** enneigement ou à enneigement **moyen** ont été incluses en tant **qu'effet aléatoire** (c'est-à-dire terme de fragilité) dans tous les modèles afin de tenir compte des variations des populations de prédateurs, de la couverture végétale et d'autres facteurs susceptibles d'influencer le risque de mortalité des cerfs entre les zones d'étude (Pankratz, de Andrade et Therneau, 2005). La multicollinéarité entre les covariables a été testée à l'aide des tests de corrélation des rangs de Spearman, et toute covariable présentant un $|r| < 0,7$ a été jugée apte à être incluse dans le même modèle (Dormann et al., 2013). Bien que les modèles de risques proportionnels de Cox comportent moins d'hypothèses que les modèles de survie paramétriques, une hypothèse importante du modèle de Cox est que le rapport de risque de base pour chaque covariable reste constant dans le temps. Les violations de cette hypothèse ont été évaluées en testant l'existence d'une interaction significative ($p < 0,05$) entre la période hebdomadaire et chaque covariable prédictive (Bellera et al., 2010 ; Fox & Weisberg, 2011). L'ensemble final de modèles candidats comprenait 24 modèles candidats présentant des combinaisons de covariables non colinéaires comprenant 6 facteurs : l'âge, la masse corporelle, l'interaction masse corporelle-temps, la profondeur moyenne hebdomadaire de la neige, l'indice cumulatif de rigueur hivernale et le nombre cumulé de jours sans neige. Notre objectif étant d'explorer la valeur prédictive relative des covariables du modèle sur la survie hebdomadaire des cerfs, tous les modèles candidats ont été évalués à l'aide d'un classement par étapes descendantes basé sur le critère d'information d'Akaike ajusté pour les petits échantillons, dans lequel les modèles candidats présentant un $\Delta AIC < 2$ par rapport au modèle le mieux classé étaient considérés comme plausibles (Burnham & Anderson, 2002 ; Symonds & Moussalli, 2011).

3. RESULTATS

Cent cinquante biches adultes gestantes (âgées de plus de 2,5 ans) ont été capturées, ce qui représente 1 784 « semaines-cerfs » de suivi entre février et mai. Ce chiffre comprenait 147 individus distincts et 3 individus qui ont été recapturés et inclus dans deux années de suivi. La date médiane de capture était le 10 février (intervalle interquartile = 21 janvier-25 février). L'âge estimé des cerfs capturés variait de 2,5 à 16,5 ans (médiane = 6,5 ; intervalle interquartile = 3,5-8,5). Après normalisation au 1^{er} février, la masse corporelle moyenne annuelle des biches adultes capturées variait de 56,0 à 65,0 kg, et la masse corporelle moyenne dans la zone d'étude à enneigement moyen (64,0 kg, écart-type = 5,8) était supérieure à celle de la zone d'étude à faible enneigement (57,9 kg, écart-type = 7,2 ; $t(116) = 5,57$, $p = 0,001$; **Tableau 1**). En regroupant toutes les années de capture, le coefficient de régression de la perte de masse corporelle au cours de la période de capture était de $-0,88$ kg/semaine ($n = 150$, $r^2 = 0,13$, $p < 0,001$). En regroupant toutes les années, le taux de mortalité hebdomadaire moyen entre février et mai (2,1%) était 3,5 fois supérieur au taux de mortalité hebdomadaire moyen entre juin et janvier (0,6% ; chiffre obtenu à partir des mêmes animaux étudiés, suivis toute l'année toutes les deux semaines, mais non inclus dans les modèles de risque de mortalité).

Les valeurs annuelles cumulées de l'indice de rigueur hivernale variaient de 11 à 167 (moyenne = 84,3, écart-type = 66,1), et le nombre annuel cumulé de jours de fonte des neiges variait de 33 à 81 jours (moyenne = 58, écart-type = 20 ; **Tableau 1**). Les estimations annuelles de survie entre février et mai variaient de 0,22 à 0,89 (moyenne = 0,69, écart-type = 0,24). Les taux de mortalité hebdomadaires étaient généralement les plus élevés à l'approche de la

fonte des neiges (Figure 3). Nous avons observé 44 cas de mortalité, que nous avons attribués à la prédation ($n = 31$), à la malnutrition ($n = 8$), à la noyade ($n = 1$) et à une cause inconnue ($n = 4$; Tableau 2). Le coyote ($n = 12$) et le loup ($n = 11$) étaient les prédateurs les plus courants des biches adultes, suivis par un prédateur non identifié ($n = 6$) et le lynx roux ($n = 2$). Sur les 8 décès dus à la **malnutrition**, 6 se sont produits pendant l'hiver le plus rigoureux (2014 : WSI = 167). Aucun cerf n'a été censuré en raison d'une défaillance du collier émetteur ou pour d'autres raisons au cours de la période d'étude.

TABLEAU 1. Résumé des variables liées aux prélèvements et à la survie chez les biches adultes équipées d'un collier émetteur, dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, du 1^{er} février au 31 mai, de 2009 à 2015

Winter	Study area	N	Survival	Mean body mass (SD) ^a	Cumulative winter severity ^b	Cumulative snow-free days ^b
2009	Low-snowfall	25	0.89	55.9 (6.1)	60	74
2010	Low-snowfall	20	0.72	61.3(5.2)	11	81
2011	Low-snowfall	18	0.74	56.8 (9.3)	15	74
2013	Mid-snowfall	37	0.72	64.0 (5.6)	108	33
2014	Mid-snowfall	27	0.22	65.0 (5.6)	167	38
2015	Mid-snowfall	23	0.83	63.1 (6.5)	145	48

^aMasse corporelle ajustée au 1^{er} février à l'aide d'une régression en fonction de la date de capture
^bLes valeurs cumulées correspondent aux valeurs enregistrées à la fin de la période de suivi (31 mai)

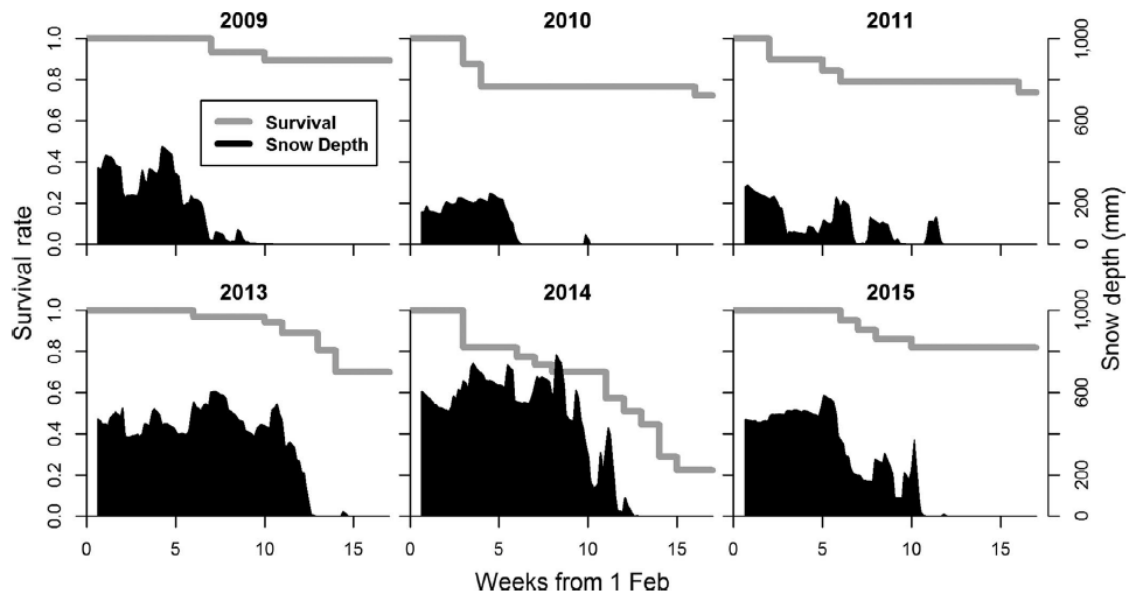


FIG. 3. Estimations hebdomadaires de la survie selon la méthode de Kaplan-Meier pour 150 biches adultes (lignes grises) et épaisseur quotidienne de la neige (zones ombrées) du 1^{er} février au 31 mai, dans la péninsule supérieure du Michigan (États-Unis), au sein d'une zone d'étude à faible enneigement (2009-2011) et d'une zone d'étude à enneigement moyen (2013–2015)

La hauteur de neige et le nombre cumulé de jours sans neige étaient colinéaires ($r = 0,92$) et n'ont pas été inclus dans le même modèle. **Par conséquent**, nous ne disposions pas d'un modèle global unique incluant toutes les covariables, mais plutôt de deux ensembles parallèles de modèles imbriqués. Toutes les autres covariables présentaient une corrélation de $|r| < 0,7$. Après avoir pris en compte les covariables multicollinéaires et les interactions temporelles, nous avons comparé 24 modèles candidats (Tableau 3). Le modèle le mieux étayé incluait la masse corporelle, l'indice cumulatif de rigueur hivernale et le nombre cumulé de jours sans neige, mais l'exclusion de la masse corporelle de ce modèle a également donné

lieu à un modèle plausible ($\Delta AICc = 0,994$; **Tableau 3**). Dans le modèle le mieux étayé, le risque de mortalité augmentait de 1,9% (IC à 95% = 0,8%-3,1%) pour chaque unité d'augmentation de l'indice cumulatif de rigueur hivernale, diminuait de 8,1% (IC à 95% = 3,9%-13,2%) pour chaque jour sans neige cumulé, et diminuait de 4,3% (IC à 95% = 0%-8,8%) pour chaque augmentation de 1 kg de la masse corporelle. Les estimations des covariables, mises à l'échelle et centrées, du modèle le mieux étayé suggèrent que le risque de mortalité des cerfs était le plus sensible au nombre cumulé de jours sans neige (coefficient = $-1,96$, SE = 0,53), suivi de la sévérité hivernale cumulée (coefficient = 1,00, SE = 0,31) et de la masse corporelle (coefficient = $-0,32$, SE = 0,18 ; **Tableau 4**).

TABLEAU 2. Sort connu des biches adultes équipées d'un collier émetteur, dans la péninsule supérieure du Michigan (États-Unis), du 1er février au 31 mai, de 2009 à 2015

Winter	n	Predation				Malnutrition	Drowned	Unknown	Survived
		Bobcat	Coyote	Wolf	Unidentified				
2009	25	0	2	0	0	0	0	0	23
2010	20	0	1	1	1	0	0	0	17
2011	18	1	0	1	0	1	0	1	14
2013	39	1	5	2	1	1	0	1	28
2014	27	0	4	4	3	6	1	2	7
2015	24	0	0	3	1	0	0	0	20
Total	150	2	12	11	6	8	1	4	106

4. DISCUSSION

L'influence des conditions météorologiques hivernales sur le risque de mortalité hivernale du cerf de Virginie que nous avons observée concorde avec d'autres études sur la survie des cerfs dans les climats nordiques (par exemple, Delgiudice et al., 2002 ; Dumont et al., 2000 ; Nelson & Mech, 1986), **et corrobore globalement l'hypothèse selon laquelle les conditions météorologiques hivernales constituent le principal facteur limitant l'aire de répartition septentrionale du cerf de Virginie en Amérique du Nord** (Dawe, Bayne & Boutin, 2014 ; Kennedy-Slaney, Bowman, Walpole & Pond, 2018). **Nos résultats ont indiqué que la période la plus critique en termes de risque de mortalité hivernale des cerfs se situe entre la fin de l'hiver et le début du printemps** (avril et mai), au moment de la fonte des neiges, mais que ce risque variait considérablement d'une année à l'autre en fonction des conditions météorologiques. **Cependant**, en supposant une réduction immédiate du risque de mortalité après la fonte des neiges printanière, notre modèle pourrait estimer que les effets de la fonte des neiges sur le risque de mortalité se manifestent un peu plus rapidement que dans la réalité. Par exemple, alors que notre modèle indiquait que le risque de mortalité était maximal juste avant la fonte des neiges, les taux de mortalité observés en 2013 et 2014 (les deux années où la fonte des neiges a eu lieu le plus tard) sont restés élevés pendant 1 à 2 semaines après la fonte des neiges (**Figure 3**). Cela pourrait indiquer un effet de décalage des conditions d'enneigement sur le risque de mortalité des cerfs, dont notre modèle n'a pas tenu compte. Un tel effet de décalage est plausible, car après la fonte des neiges, l'état physique des cerfs atteint probablement son niveau le plus bas de l'année, et le rétablissement nutritionnel après l'hiver met sans doute plusieurs semaines à s'amorcer (Delgiudice et al., 1992). **De plus**, comme nous n'avons modélisé la survie des cerfs que pour la période de février à mai, il est possible que les facteurs influençant la mortalité au début de l'hiver diffèrent de ceux pris en compte dans nos modèles de risque de mortalité. **Par exemple, il est possible que certains**

cerfs entrant dans l'hiver dans un état physique exceptionnellement mauvais n'aient pas survécu jusqu'au 1^{er} février.

TABLEAU 3. Estimations de l'effet des covariables sur le risque de mortalité hebdomadaire (données non transformées) et résultats de la sélection de modèles à l'aide du critère d'information d'Akaike ajusté pour les petits échantillons (AICc) pour des modèles linéaires mixtes généralisés à risques proportionnels de Cox estimant le risque de mortalité hebdomadaire chez les femelles adultes de cerfs à queue blanche équipées d'un collier émetteur, dans la péninsule supérieure du Michigan, aux États-Unis, du 1^{er} février au 31 mai, de 2009 à 2015

Covariate						AICc	ΔAIC_c
Age	Age ²	Mass	Snow depth	SFD ^a	WSI ^b		
		-0.044		-0.085	0.0192	383.308	0.000
				-0.083	0.0187	384.302	0.994
-0.039	0.007	-0.048		-0.082	0.0197	385.718	2.410
-0.159	0.014			-0.083	0.0198	386.683	3.376
		-0.045		-0.068		391.930	8.622
				-0.069		393.441	10.133
0.056	0.000	-0.050		-0.071		394.351	11.043
		-0.043			0.0163	395.513	12.205
-0.096	0.010			-0.063		396.367	13.059
					0.0140	396.717	13.410
-0.012	0.007	-0.049			0.0182	396.737	13.429
		-0.040	-0.001		0.0168	397.254	13.947
			-0.001		0.0150	398.066	14.759
-0.122	0.013				0.0158	398.420	15.113
-0.009	0.006	-0.047	-0.001		0.0187	398.483	15.175
-0.106	0.012		-0.001		0.0168	399.770	16.462
		-0.034				407.367	24.059
						407.660	24.353
		-0.034	-0.001			408.496	25.189
			-0.001			408.681	25.373
0.072	-0.001	-0.043				409.754	26.446
0.073	-0.001	-0.043	-0.001			410.678	27.371
-0.030	0.005					410.767	27.459
-0.025	0.005		-0.001			411.620	28.312

Remarque : SFD désigne le nombre cumulé hebdomadaire de jours sans neige, et WSI désigne l'indice cumulé hebdomadaire de rigueur hivernale. Tous les modèles incluaient la zone d'étude en tant qu'effet aléatoire.

^a Nombre cumulé de jours sans neige du 1^{er} novembre au 31 mai

^b Indice cumulé de rigueur hivernale du 1^{er} novembre au 31 mai (Delgiudice et al., 2002)

Notre modèle le mieux étayé incluait un **avantage** de survie pour les cerfs présentant une masse corporelle plus élevée, mais un modèle concurrent très proche, ne tenant pas compte de la masse corporelle, **suggère que l'effet de la masse était faible, voire inexistant**. Un avantage de survie pour les individus présentant une masse corporelle plus élevée a été observé chez d'autres populations d'ongulés confrontées à des déficits nutritionnels hivernaux, comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus* [L. 1758] ; Lioson, Langvatn et Solberg, 1999). Plusieurs explications plausibles permettent de comprendre pourquoi la masse corporelle serait positivement corrélée à la survie hivernale des cerfs dans notre étude. **Premièrement**, chez les cerfs de Virginie du Nord, on observe des variations saisonnières marquées de la masse corporelle liées aux gains et aux pertes nutritionnelles (Delgiudice et al., 1992). Chez un même individu, les variations de masse constituent un bon indicateur de l'état corporel, car la masse corporelle des ongulés est corrélée à cet état : l'augmentation des réserves de graisse entraîne une prise de masse (Stephenson, Hundertmark, Schwartz et Ballenberghe, 1998), et les ongulés mobilisent à la fois les tissus adipeux et maigres en fonction de leur état

au début de l'hiver afin de répondre aux besoins énergétiques liés à la survie et à la gestation (Monteith et al., 2013). **Cependant**, il existe entre les individus des différences de taille squelettique et de masse maigre, indépendantes des réserves de graisse corporelle, dont nous n'avons pas tenu compte en mesurant uniquement la masse corporelle. Cela ajoute certainement une variation non prise en compte à l'effet de la masse corporelle sur le risque de mortalité dans notre étude. **Deuxièmement**, les grands vertébrés homéothermes dotés d'une masse corporelle maigre plus importante peuvent stocker davantage de réserves énergétiques par rapport à leur poids métabolique et supporter des périodes de jeûne plus longues (Boyce, 1979 ; Lindstedt & Boyce, 1985).

Il est donc possible qu'une ossature plus imposante confère un avantage de survie aux ongulés du Nord. **En ne mesurant que la masse corporelle des cerfs et non leurs réserves de graisse réelles, nous ne pouvons pas tirer de conclusions quant à l'importance de l'un ou l'autre de ces processus dans notre étude.** **Cependant**, la masse corporelle nettement plus importante des cerfs dans la zone d'étude à enneigement moyen corrobore les résultats de nos modèles de risque de mortalité, indiquant un avantage sélectif pour les cerfs de plus grande taille lors d'hivers plus longs.

Nos résultats suggèrent que la mortalité des cerfs dans la péninsule supérieure pourrait être tout aussi, voire davantage, sensible au moment de la fonte des neiges printanière qu'aux températures ou à l'épaisseur de la neige tout au long du début et du milieu de l'hiver.

Des recherches antérieures suggèrent que les cerfs du Nord peuvent perdre de la masse corporelle pendant l'hiver à un rythme similaire, que les hivers soient doux ou rigoureux (Giroux, Dussault, Tremblay et Cote, 2016), ce qui, combiné à nos résultats, pourrait indiquer que la différence entre un hiver doux et un hiver rigoureux, du point de vue énergétique des cerfs, est davantage déterminée par la **durée de la couverture neigeuse** saisonnière que par la profondeur de neige ou les conditions de température à court terme (à l'échelle de la semaine). **Le nombre de jours sans neige entre février et mai est probablement corrélé à l'indice de rigueur hivernale (WSI) à l'échelle annuelle, mais deux hivers peuvent présenter des indices de rigueur hivernale similaires tout en affichant des différences notables au niveau de la fonte des neiges printanière.** Par exemple, l'hiver 2012-2013 (indice de rigueur hivernale = 108 ; 33 jours sans neige) présentait un indice de rigueur hivernale total inférieur, mais comptait 15 jours de couverture neigeuse supplémentaires entre février et mai par rapport à l'hiver 2014-2015 (indice de rigueur hivernale = 145 ; 48 jours sans neige).

Si les effets physiques immédiats d'une neige épaisse influençaient le risque de mortalité des cerfs en entravant leur capacité à échapper aux prédateurs, l'épaisseur de neige devrait être en corrélation positive avec ce risque. Dans notre étude, l'épaisseur hebdomadaire de neige n'a pas permis d'expliquer la variation du risque hebdomadaire de mortalité des cerfs, mais d'autres études ont abouti à des résultats contrastés. Dans le Minnesota, les taux de prédation des loups sur les cerfs de Virginie d'un an et adultes étaient les plus élevés pendant les mois où la neige était la plus profonde (Nelson & Mech, 1986), et les taux quotidiens de mise à mort de cerfs par les loups dans une zone du Michigan à forte chutes de neige étaient fortement corrélés à la profondeur de la neige dans une étude antérieure (Vucetich et al., 2012). **Ces études suggèrent que les effets immédiats d'une neige épaisse peuvent accroître la prédation sur les cerfs dans certaines circonstances, mais nos résultats indiquent que le déclin**

nutritionnel progressif tout au long de l'hiver a constitué le principal mécanisme influençant le risque de mortalité au cours de notre étude. Une influence nutritionnelle similaire sur la mortalité des cerfs de Virginie a été observée dans le Dakota du Sud, où les mauvaises conditions des aires de répartition hivernales ont entraîné des taux de mortalité des femelles adultes supérieurs à 20% entre avril et juin au cours de 3 années sur 4 (DePerno et al., 2000). Parmi les études voisines sur le cerf de Virginie utilisant le même indice de rigueur hivernale (WSI) que le nôtre, un WSI de 167, tel que nous l'avons observé durant l'hiver 2013-2014, est associé à de mauvais résultats démographiques chez les cerfs ; en Ontario, au Canada, Dawe et al. (2014) ont prédit une probabilité inférieure à 10% de présence de populations de cerfs dans les zones présentant un WSI moyen ≥ 167 . Dans le Minnesota, aux États-Unis, Delgiudice et al. (2002) ont fait état d'un hiver avec un WSI > 167 (WSI = 199), accompagné d'un taux de mortalité de 46% chez les biches adultes. Cela suggère que les conditions cumulées d'enneigement et de température hivernales subies par les cerfs de notre étude au cours de l'hiver 2013-2014 se situaient à la **limite supérieure de la tolérance** du cerf de Virginie, ce que confirme le taux de mortalité exceptionnellement élevé que nous avons observé chez ces animaux.

Plusieurs explications sont possibles pour expliquer pourquoi le risque de mortalité des cerfs dans notre étude a été fortement influencé par le manteau neigeux **à la fin de l'hiver**. **Premièrement**, les biches gestantes voient leurs besoins métaboliques augmenter de 45% à l'entrée dans le troisième trimestre de gestation (Pekins, Smith et Mautz, 1998), ce qui pourrait entraîner un déficit énergétique plus important chez les biches gestantes en avril et mai, même si la qualité de leur alimentation est similaire à celle du début de l'hiver. Nous avons confirmé que toutes les biches de notre étude étaient gestantes au cours de l'hiver faisant l'objet de notre analyse de survie ; **cependant**, nous ne savons pas si les individus avaient mis bas ou sevré avec succès leurs faons au cours de l'année précédente, ce qui peut avoir une forte influence sur l'état des ongulés au cours de l'automne et de l'hiver suivants (par exemple, Simard, Huot, Bellefeuille et Côté, 2014). Probablement en raison de la gestation, de la diminution des ressources fourragères et des dépenses énergétiques cumulées depuis le début de l'hiver, les femelles adultes de cerfs du Nord atteignent leur niveau nutritionnel le plus bas de l'année au **mois de mai** (Delgiudice et al., 1992). **Enfin**, la présence de neige croûtée au printemps facilite la prédation des cerfs par les loups et les coyotes en raison de la charge plus importante exercée par les pattes des cerfs (Telfer & Kelsall, 1984 ; Vucetich et al., 2012). Étant donné que de nombreux cerfs sont en mauvaise condition physique et que les conditions d'enneigement favorisent les déplacements des prédateurs, des différences interannuelles de plusieurs semaines dans le calendrier de **la fonte des neiges printanière** pourraient avoir un effet considérable sur la vulnérabilité des cerfs à la prédation ou à la mortalité due à la malnutrition.

Une diminution du risque de mortalité chez les cerfs après la fonte des neiges peut résulter de plusieurs processus. **Premièrement**, la recherche de nourriture par les cerfs dans des conditions de neige profonde se limite principalement aux ressources disponibles le long des sentiers établis, où les espèces de broutage préférées s'épuisent au cours de l'hiver (DelGiudice, Sampson et Giudice, 2013). Hobbs (1989) a estimé que les pertes énergétiques dues à la réduction de la consommation de fourrage et à la locomotion dans la neige profonde étaient 5,4 fois supérieures aux pertes liées à l'augmentation des dépenses thermorégulatrices par temps froid chez le cerf mulot (*Odocoileus hemionus* Rafinesque, 1817). Des conditions de

faible épaisseur de neige, voire d'absence de neige, facilitent les déplacements et permettent aux cerfs d'accéder à davantage de feuillage ligneux et de fourrage au sol. **Cependant**, même avec un bilan énergétique positif, la prise de masse corporelle printanière des cerfs est un processus graduel s'étalant sur plusieurs semaines, voire plusieurs mois (DelGiudice et al., 1992). **Par conséquent**, les cerfs peuvent rester dans un état physique relativement médiocre pendant plusieurs semaines après la fonte des neiges avant de retrouver un équilibre nutritionnel. **De plus**, de nombreux cerfs de la péninsule supérieure du Michigan effectuent une migration printanière pouvant atteindre 80 kilomètres vers leurs aires de répartition estivales traditionnelles peu après la fonte des neiges (Van Deelen, Campa, Hamady et Haufler, 1998). Il est possible que le retour des cerfs vers des aires de répartition estivales plus dispersées, par rapport à leurs aires d'hivernage **concentrées**, réduise le risque de prédation en diminuant la fréquence des rencontres avec les prédateurs.

Dans l'ensemble, notre étude corrobore le modèle **d'intégration nutritionnelle** appliqué au cerf de Virginie du Nord, ce qui vient renforcer les preuves déjà substantielles selon lesquelles les conditions météorologiques, par leurs effets nutritionnels, constituent le principal facteur régulateur de la dynamique des populations d'ongulés nordiques (Parker et al., 2009 ; Post & Stenseth, 1999). **Cependant**, les conditions environnementales et individuelles spécifiques qui ont une incidence sur le risque de mortalité des cerfs dans notre étude ne s'appliquent peut-être pas de manière générale à d'autres ongulés nordiques. Par exemple, alors que la durée de l'enneigement et le moment de la fonte des neiges au printemps semblent avoir été des facteurs critiques pour les cerfs dans notre étude, les populations de rennes (*Rangifer tarandus tarandus* [L. 1758]) ont tendance à être plus sensibles aux conditions de **verglas** hivernales (Helle & Kojola, 2008 ; Hansen, Aanes, Herfindal, Kohler et Sather, 2011), et la croissance des populations d'élans (*Alces alces* [L. 1758]) dans le parc national de l'Île-Royale, aux États-Unis, n'a montré que peu ou pas de réaction aux précipitations hivernales, bien que les conditions d'enneigement au sol puissent tout de même jouer un rôle important (Vucetich & Peterson, 2003). **De plus**, au sein d'une même espèce, les types de conditions météorologiques hivernales entraînant un déclin des populations dû au stress nutritionnel peuvent varier considérablement d'une région à l'autre (par exemple, le renne ; Tyler, 2010). **Enfin**, les degrés variables de pression de prédation au sein des populations d'ongulés peuvent interagir avec les conditions météorologiques hivernales et la nutrition, comme c'est le cas chez les femelles adultes de wapiti (Brodie et al., 2013) et de cerf mulet (Forrester & Wittmer, 2012) dans l'ouest de l'Amérique du Nord. **Par conséquent**, les conditions conduisant à des goulots d'étranglement de survie d'origine nutritionnelle (le cas échéant) sont susceptibles de varier considérablement d'une population d'ongulés nordiques à l'autre. L'identification des facteurs à l'origine des goulots d'étranglement de survie chez les ongulés à l'échelle locale peut s'avérer très utile pour les décisions de gestion.

5. CONCLUSIONS

Nous avons fondé nos prévisions sur l'hypothèse selon laquelle les cerfs maintiennent généralement un bilan énergétique négatif pendant l'hiver aux latitudes nordiques et que leur survie dépend de la conservation de leurs réserves énergétiques jusqu'à la fonte des neiges au printemps. Une relation positive entre l'indice cumulatif de rigueur hivernale et le risque de mortalité suggère que les hivers caractérisés par une neige profonde et des températures

froides accélèrent la détérioration de l'état physique des cerfs. Une relation négative plausible, bien que faible, entre la masse corporelle et le risque de mortalité suggère que les cerfs de plus grande taille sont **moins** sensibles au déclin nutritionnel à la fin de l'hiver. **Enfin**, une relation négative entre le nombre de jours sans neige et le risque de mortalité suggère que la persistance d'une neige profonde en fin d'hiver augmente fortement ce risque. **Prises dans leur ensemble**, ces conclusions indiquent que les cerfs de cette population présentent un risque de mortalité relativement faible, même en cas de neige profonde, tant qu'ils disposent de réserves nutritionnelles suffisantes. **Cependant**, une fois ces réserves épuisées, les biches de toutes les classes d'âge peuvent être confrontées à ce risque accru de mortalité, ce qui entraîne un goulot d'étranglement au niveau de la survie. **Dans l'ensemble**, ces résultats confirment le rôle essentiel des réserves de graisse pour la survie hivernale du cerf de Virginie, comme l'avait suggéré Mautz (1978), et viennent globalement étayer le modèle d'intégration nutritionnelle de l'écologie des ongulés nordiques proposé par Parker et al. (2009). Dans les futures études sur les ongulés nordiques présentant un bilan énergétique négatif pendant les périodes de couverture neigeuse, la prise en compte des jours sans neige à la fin de l'hiver ou d'une mesure similaire du moment de la fonte des neiges au printemps pourrait améliorer la précision des modèles.

REFERENCES

- Ashmole, N. P. (1963). The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *IBIS*, 103(3), 458–473. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1963.tb06766.x>
- Beier, P., & McCullough, D. R. (1990). Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*, 109, 3–51.
- Bellera, C. A., MacGrogan, G., Debled, M., de Lara, C. T., Brouste, V., & Mathoulin-Pelissier, S. (2010). Variables with time-varying effects and the Cox model: Some statistical concepts illustrated with a prognostic factor study in breast cancer. *BMC Medical Research Methodology*, 10(1), 20. <https://doi.org/10.1186/1471-2288-10-20>
- Beringer, J., Hansen, L. P., Wilding, W., Fisher, J., & Sheriff, S. L. (1996). Factors affecting capture myopathy in white-tailed deer.

- DelGiudice, G. D., Riggs, M. R., Joly, P., & Pan, W. (2002). Winter severity, survival, and cause-specific mortality of female white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 66(3), 698–717. <https://doi.org/10.2307/3803136>
- DelGiudice, G. D., Sampson, B. A., & Giudice, J. H. (2013). A long-term assessment of the effect of winter severity on the food habits of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management*, 77(8), 1664–1675. <https://doi.org/10.1002/jwmg.616>
- DePerno, C. S., Jenks, J. A., Griffin, S. L., & Rice, L. A. (2000). Female survival rates in a declining white-tailed deer population. *Wildlife Society Bulletin*, 28(4), 1030–1037.
- Doepker, R. V., Beyer, D. E., & Donovan, M. (1995). *Deer population trends in Michigan's Upper Peninsula* (Report 3254). Lansing, MI: Michigan Department of Natural Resources Wildlife Division.
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., ... Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Dumont, A., Crête, M., Ouellet, J. P., Huot, J., & Lamoureux, J. (2000). Population dynamics of northern white-tailed deer during mild winters: Evidence of regulation by food competition. *Canadian Journal of Zoology*, 78(5), 764–776. <https://doi.org/10.1139/z99-264>
- Dumont, A., Ouellet, J. P., Crête, M., & Huot, J. (2005). Winter foraging strategy of white-tailed deer at the northern limit of its range. *Ecoscience*, 12(4), 476–484. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-4-476.1>
- Leopold, A., Sows, L. K., & Spencer, D. L. (1947). A survey of over-populated deer ranges in the United States. *Journal of Wildlife Management*, 11(2), 162–177. <https://doi.org/10.2307/3795561>
- Lindstedt, S. L., & Boyce, M. S. (1985). Seasonality, fasting endurance, and body size in mammals. *The American Naturalist*, 125(6), 873–878. <https://doi.org/10.1086/284385>
- Loison, A., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J. M., Jorgenson, J. T., & Jullien, J. M. (1999). Age-specific survival in five populations of ungulates: Evidence of senescence. *Ecology*, 80(8), 2539–2554. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[2539:ASSIFP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[2539:ASSIFP]2.0.CO;2)
- Loison, A., Langvatn, R., & Solberg, E. J. (1999). Body mass and winter mortality in red deer calves: Disentangling sex and climate effects. *Ecography*, 22(1), 20–30. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00451.x>
- Mautz, W. W. (1978). Sledding on a bushy hillside: The fat cycle in deer. *Wildlife Society Bulletin*, 6(2), 88–90.
- McCullough, D. R. (1979). *The George Reserve deer herd: Population Ecology of a K-selected species*. Ann Arbor, MI: University of Michigan Press.
- Mech, L. D. (2008). Precision of descriptors for percent marrow fat content for white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*. *Canadian Field Naturalist*, 122(3), 273. <https://doi.org/10.22621/cfn.v122i3.615>
- Mech, L. D., Frenzel, D., & Karns, P. D. (1971). The effect of snow conditions on the vulnerability of white-tailed deer to wolf predation. In L. D. Mech & L. D. Frenzel Jr. (Eds.), *Ecological studies of the timber wolf in northeastern Minnesota* (Research Paper NC-52, pp. 51–59). St. Paul, MA: U.S. Forest Service.
- Mech, L. D., & Peterson, R. O. (2003). Wolf-prey relations. In L. D. Mech, & L. Boitani (Eds.), *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (pp. 131–215). Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Mech, L. D., Smith, D. W., Murphy, K. M., & MacNulty, D. R. (2001). Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *Journal of Wildlife Management*, 65(4), 998–1003. <https://doi.org/10.2307/3803048>
- Metz, M. C., Smith, D. W., Vucetich, J. A., Stahler, D. R., & Peterson, R. O. (2012). Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology*, 81(3), 553–563. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0153:WPSAE0\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0153:WPSAE0]2.0.CO;2)
- of the first incisor. *Journal of Wildlife Management*, 30(1), 200–202. <https://doi.org/10.2307/3797906>
- Giroux, M. A., Dussault, C., Tremblay, J. P., & Cote, S. D. (2016). Winter severity modulates the benefits of using a habitat temporally uncoupled from browsing. *Ecosphere*, 7, e01432. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1432>
- Hansen, B. B., Aanes, R., Herfindal, I., Kohler, J., & Sæther, B. E. (2011). Climate, icing, and wild arctic reindeer: Past relationships and future prospects. *Ecology*, 92(10), 1917–1923. <https://doi.org/10.1890/11-0095.1>
- Helle, T., & Kojola, I. (2008). Demographics in an alpine reindeer herd: effects of density and winter weather. *Ecography*, 31(2), 221–230. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.4912.x>
- Hobbs, N. T. (1989). Linking energy balance to survival in mule deer: Development and test of a simulation model. *Wildlife Monographs*, 101, 3–39.
- Kennedy-Slaney, L., Bowman, J., Walpole, A. A., & Pond, B. A. (2018). Northward bound: The distribution of white-tailed deer in Ontario under a changing climate. *Wildlife Research*, 45(3), 220–228. <https://doi.org/10.1071/WR17106>
- Kreeger, T. J., Arnemo, J. M., & Raath, J. P. (2002). *Handbook of wildlife chemical immobilization* (International ed.). Fort Collins, CO: Wildlife Pharmaceuticals.
- Leckenby, D. A., & Adams, A. W. (1986). A weather severity index on a mule deer winter range. *Journal of Range Management*, 39, 244–248. <https://doi.org/10.2307/3899059>
- Nelson, M. E. (1995). Winter range arrival and departure of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *Canadian Journal of Zoology*, 73(6), 1069–1076. <https://doi.org/10.1139/z95-127>
- Nelson, M. E. (2002). The science ethics and philosophy of tooth extractions from live-captured white-tailed deer: a response to Festa-Bianchet et al (2002). *Wildlife Society Bulletin*, 30(1), 284–288.
- Nelson, M. E., & Mech, L. D. (1986). Mortality of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management*, 50(4), 691–698. <https://doi.org/10.2307/3800983>
- Pankratz, V. S., de Andrade, M., & Therneau, T. M. (2005). Random-effects Cox proportional hazards model: General variance components methods for time-to-event data. *Genetic Epidemiology*, 28(2), 97–109. <https://doi.org/10.1002/gepi.20043>
- Parker, K. L., Barboza, P. S., & Gillingham, M. P. (2009). Nutrition integrates environmental responses of ungulates. *Functional Ecology*, 23(1), 57–69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01528.x>
- Pekins, P. J., Smith, K. S., & Mautz, W. W. (1998). The energy cost of gestation in white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 76(6), 1091–1097. <https://doi.org/10.1139/z98-032>
- Pollock, K. H., Winterstein, S. R., Bunck, C. M., & Curtis, P. D. (1989). Survival analysis in telemetry studies: The staggered entry design. *Journal of Wildlife Management*, 53(1), 7–15. <https://doi.org/10.2307/3801296>
- Post, E., & Stenseth, N. C. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology*, 80(4), 1322–1339. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[1322:CVPPAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[1322:CVPPAN]2.0.CO;2)
- PRISM Climate Group, Oregon State University. (2016). *Daily minimum temperature datasets*. Retrieved from <http://www.prismclimate.org>
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org/>
- Simard, M. A., Huot, J., de Bellefeuille, S., & Côté, S. D. (2014). Linking conception and weaning success with environmental variation and female body condition in a northern ungulate. *Journal of Mammalogy*, 95(2), 311–327. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-036>
- Stephenson, T. R., Hundertmark, K. J., Schwartz, C. C., & Ballenberghe, V. V. (1998). Predicting body fat and body mass in moose with ultrasonography. *Canadian Journal of Zoology*, 76(4), 717–722. <https://doi.org/10.1139/z97-248>

- Michigan Department of Natural Resources. (2010). *Michigan deer management plan* (Report 3512). Lansing, MI: Michigan Department of Natural Resources and Environment Wildlife Division. Retrieved from http://www.michigan.gov/dnr/0,4570,7-153-10363_41153--,00.html
- Michigan Department of Natural Resources. (2015). *Michigan wolf management plan* (Report 3604). Lansing, MI: Michigan Department of Natural Resources and Environment Wildlife Division. Retrieved from https://www.michigan.gov/documents/dnr/Draft_Wolf_Management_Plan_030708_227742_7.pdf
- Michigan State Climatology Office. (2013a). *Climate normals and extremes by month*. Escanaba Station 2626. Retrieved from <http://climate.geo.msu.edu/Stations/2626/monthly.pdf>
- Michigan State Climatology Office. (2013b). *Climate normals and extremes by month*. Crystal Falls Station 1922. Retrieved from <http://climate.geo.msu.edu/Stations/2626/monthly.pdf>
- Monteith, K. L., Stephenson, T. R., Bleich, V. C., Conner, M. M., Pierce, B. M., & Bowyer, R. T. (2013). Risk-sensitive allocation in seasonal dynamics of fat and protein reserves in a long-lived mammal. *Journal of Animal Ecology*, 82(2), 377–388. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12016>
- National Operational Hydrologic Remote Sensing Center. (2004). *Snow data assimilation system (SNODAS) data products at NSIDC, version 1. Daily snow depth*. Boulder, CO: Author. <https://doi.org/10.7265/N5TB14TC>
- Verme, L. J. (1968). An index of winter weather severity for northern deer. *Journal of Wildlife Management*, 32(3), 566–574. <https://doi.org/10.2307/3798937>
- Verme, L. J. (1977). Assessment of natal mortality in Upper Michigan deer. *Journal of Wildlife Management*, 41(4), 700–708. <https://doi.org/10.2307/3799992>
- Vucetich, J. A., Huntzinger, B. A., Peterson, R. O., Vucetich, L. M., Hammill, J. H., & Beyer, D. E. Jr (2012). Intra-seasonal variation in wolf *Canis lupus* kill rates. *Wildlife Biology*, 18(3), 235–245. <https://doi.org/10.2981/11-061>
- Wang, G., Hobbs, N. T., Twombly, S., Boone, R. B., Illius, A. W., Gordon, I. J., & Gross, J. E. (2009). Density dependence in northern ungulates: Interactions with predation and resources. *Population Ecology*, 51(1), 123–132. <https://doi.org/10.1007/s10144-008-0095-3>
- Whitlaw, H. A., Ballard, W. B., Sabine, D. L., Young, S. J., Jenkins, R. A., & Forbes, G. J. (1998). Survival and cause-specific mortality rates of adult white-tailed deer in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management*, 62(4), 1335–1341. <https://doi.org/10.2307/3801999>
- Symonds, R. E., & Moussalli, A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference, and model averaging in behavioral ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 13–21. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1037-6>
- Telfer, E. S., & Kelsall, J. P. (1984). Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology*, 65(6), 1828–1834. <https://doi.org/10.2307/1937779>
- Therneau, T. (2016). *coxme: Mixed effects Cox models*. R package ver 2.2–7. <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/index.html>
- Therneau, T., Crowson, C., & Atkinson, E. (2016). Using time dependent covariates and time dependent coefficients in the Cox model. *Survival Vignettes*. Retrieved from <ftp://ftp.br.debian.org/CRAN/web/packages/survival/vignettes/timedep.pdf>
- Tyler, N. J. C. (2010). Climate, snow, ice, crashes, and declines in populations of reindeer and caribou (*Rangifer tarandus* L.). *Ecological Monographs*, 80(2), 197–219. <https://doi.org/10.1890/09-1070.1>
- Van Deelen, T. R., Campa, H. III, Hamady, M., & Haufler, J. B. (1998). Migration and seasonal range dynamics of deer using adjacent deer-yards in northern Michigan. *Journal of Wildlife Management*, 62(1), 205–213. <https://doi.org/10.2307/3802280>
- Van Deelen, T. R., Campa, H. III, Haufler, J. B., & Thompson, P. D. (1997). Mortality patterns of white-tailed deer in Michigan's Upper Peninsula. *Journal of Wildlife Management*, 61(3), 903–910. <https://doi.org/10.2307/3802199>

SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section.

How to cite this article: Kautz TM, Belant JL, Beyer DE Jr., Strickland BK, Duquette JF. Influence of body mass and environmental conditions on winter mortality risk of a northern ungulate: Evidence for a late-winter survival bottleneck. *Ecol Evol*. 2020;00:1–12. <https://doi.org/10.1002/ece3.6026>