

THESE

présentée devant les

UNIVERSITES CLAUDE BERNARD - LYON 1 et SHERBROOKE

pour l'obtention du

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

présentée et soutenue publiquement le

26 juin 2002

par

Pierrick BLANCHARD

SURVIVRE POUR SE REPRODUIRE :

ROLE DE LA CONDITION INDIVIDUELLE DANS LES TACTIQUES

DE REPRODUCTION DES FEMELLES

DU MOUFLON AMERICAIN (*OVIS CANADENSIS*)

Directeurs de thèse: Jean-Michel GAILLARD et Marco FESTA-BIANCHET

JURY :
Mme D. PONTIER, Présidente
Mr T. COULSON, rapporteur
Mr A. MYSTERUD, rapporteur
Mr D. THOMAS

UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Lyon 1
43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne cedex, France

et
Département de Biologie, Université de Sherbrooke
2500, bd de l'Université
J1K 2R1 Sherbrooke, Québec, Canada

THESE

présentée devant les

UNIVERSITES CLAUDE BERNARD - LYON 1 et SHERBROOKE

pour l'obtention du

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 30 mars 1992)

présentée et soutenue publiquement le

26 juin 2002

par

Pierrick BLANCHARD

SURVIVRE POUR SE REPRODUIRE :

ROLE DE LA CONDITION INDIVIDUELLE DANS LES TACTIQUES

DE REPRODUCTION DES FEMELLES

DU MOUFLON AMERICAIN (*OVIS CANADENSIS*)

Directeurs de thèse: Jean-Michel GAILLARD et Marco FESTA-BIANCHET

JURY : Mme D. PONTIER, Présidente
 Mr T. COULSON, rapporteur
 Mr A. MYSTERUD, rapporteur
 Mr D. THOMAS

UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Lyon 1
43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne cedex, France

et

Département de Biologie, Université de Sherbrooke
2500, bd de l'Université
J1K 2R1 Sherbrooke, Québec, Canada

Takt 23

Courante

238 Takte

58 Takte

Gavotte I alternativement

48 Takte

J. S. Bach (BWV 1066, ouverture)

Remerciements

Je tiens en premier lieu tout naturellement à exprimer ma plus sincère reconnaissance à mes deux co-directeurs, **Marco FESTA-BIANCHET** et **Jean-Michel GAILLARD**. Merci pour votre spontanéité et votre confiance ; pour cette liberté totale dont j'ai disposée durant ces années, et donc pour ce réel plaisir que j'ai eu à réaliser cette thèse avec vous.

Merci, **Jean-Michel** pour ton optimisme à toute épreuve, ta politique du « ben vas-y, fonce ! » et ces échanges scientifiques intenses desquels on ressort épuisé et grandi d'avoir « limé et frotté sa cervelle » (Montaigne) à celle d'un grand. Merci surtout pour ces moments privilégiés, d'un comptoir du Québec à une plage de Sicile.

Merci, **Marco** pour ta disponibilité légendaire, ton humour caustique, ce plaisir évident que tu prends à encadrer tes étudiants et la qualité exceptionnelle de cet encadrement. Merci surtout pour cette place toute particulière que tu accordes au Terrain.

Merci à **Tim COULSON** et **Atle MYSTERUD** d'avoir accepté le rôle de rapporteurs de ce travail.

Dominique PONTIER est bien plus qu'un membre du jury pour moi. Merci donc pour bien plus que d'avoir accepté ce rôle. Mais tu sais tout ça !

Sincères remerciements à **Don THOMAS** de me faire l'honneur d'être membre de mon jury. Merci surtout pour ces nombreuses discussions passionnées, tes redoutables questions commençant par « OK... imagine que... » et tes chaleureux « bonjou' Piewick » qui ensoleillaient les matins hivernaux québécois.

Place particulière à **Patrick DUNCAN**, à qui je dois tant, dans ces remerciements.

L'été 1999 a été magistral. **Achaz** et **Mike** y sont pour beaucoup. Merci à eux d'être des types biens.

Merci aussi à tous mes autres compagnons de terrain : **Yanick**, de la grande famille francophone qui veut become etc... pour tous ces moments totalement surréalistes, **Jean-François** et sa quête, **Fanie** alias Mss Tambourine Man, ses carrés de dattes et tout le reste, **Mike** (bis, le parasité) et son inséparable Numa, chasseur de grizzlys, **Wayne**, pour son indulgence quant à mon syndrome de « dernière semaine à Ram », **Gen** parce que c'est **Gen**, **Alejandro** pour cette soirée mémorable à Caw Ridge et sa simplicité profonde, **Dave** pour ses « stop jumping : don't forget that you have the same weight dead and alive » et **Paul** le Brit pour ses positions, disons ... propices à échanges. Ainsi que **Simon** et **Jennifer** pour cette partie de soccer d'altitude endiablée !

Merci à **Jon** pour son aide sur le terrain. Merci, **Jozef**, pour ta vision des choses.

Formidables mois passés à Sherbrooke. Grâce à : **Scarlett**, son oreille, sa robe qu'emporte le vent, et son **Yanick**, **Steeve** et son bon côté, **Mike**, bon vent mon gars, les Donettes : Dame **Aurèle**, du château d'eau du CEBC au World Trade Center, et **Zaza**, **Bertrand**, **Cyn**, mon impératrice du triple swing, **Robert** et ses Bradleyttes : **Dodick**, **Benoît**, **Martin**, **Josyanne** et **Franck**, pour son amitié, **Tinouk** et mon pote, **Mylénus** et son initiation au curling, **Nancy**, **Wendy** et ses bons tuyaux culturels, **Bill**, ma petite **Mina**, les placards et les poubelles bleues.

Gris citadin lyonnais combattu efficacement grâce à **Seb** et nos discussions d'ami à ami, **Christophe**, conduis ta vie comme ton traîneau, musher, **Vincent**, arrivé trop tard mais là, et bien là, **Lilic**, pour sa complicité de tous les instants, mon gars **Soula**, **Narges**, **Matthieu**, **Jean-Sébastien**, **Manue**, **Nathaniel**, **David**, **Sophie**, **Franck**, **Ludo**, **Sophie**, **Nath**, **François**, **Renaud**, **Manu**, **Carole**. C'était chouette de bosser avec vous. Merci pour votre indulgence quand la soupape fonctionnait. Bon vent !

Merci aussi à **Denis Réale**, **Dominique Allainé**, **Marie-Hélène**, **Jean-Pierre Ouellet** et **Mark Hewison**. Pensées amicales et chargées de souvenirs aux « petits amis de la forêt », et en particulier à **JY007**, pour son amitié fidèle.

Pensée dirigée vers les mouflons de Ram Mountain.

Tables des matière

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <i>Remerciements</i> | v |
| <i>Tables des matière</i> | vii |
| <i>Liste des tableaux</i> | x |
| <i>Liste des figures</i> | xi |
| INTRODUCTION | 2 |
| I - Limiter les risques ou coûts potentiellement associés à chaque événement de reproduction : un investissement sur le long-terme | 6 |
| II - Choisir le sexe de son jeune : maximiser le retour en valeur sélective de chaque événement de reproduction | 10 |
| MATERIEL ET METHODES | 24 |
| CHAPITRE I : LIMITER LES RISQUES OU COUTS POTENTIELLEMENT ASSOCIES A CHAQUE EVENEMENT DE REPRODUCTION : UN INVESTISSEMENT SUR LE LONG TERME | 30 |
| SECTION IA : FECAL CRUDE PROTEIN IN BIGHORN SHEEP : AN INDICATOR OF POPULATION PERFORMANCE ? | 31 |
| <i>Abstract</i> | 32 |
| Methods | 34 |
| Study Area and Captures | 34 |
| Fecal Crude Protein as an Index of Diet Quality | 34 |
| Sample Collection and Measures of Diet Quality | 36 |
| Density and Weather Data..... | 37 |
| Population Performance | 37 |
| Results | 38 |
| Interannual Variability in Fecal Crude Protein | 38 |
| Sources of Variation in Fecal Crude Protein..... | 38 |
| Consequences of Variation in Fecal Crude Protein | 39 |
| Discussion | 40 |
| Management Implications | 42 |

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Acknowledgments | 43 |
| COMPLEMENT A LA SECTION IA : UN VERRE DE LAIT MATERNEL ? NON, UNE PRESSION. DE SELECTION | 51 |
| SECTION IB : LACTATING BIGHORN EWES INCREASE RUMINATING EFFORT..... | 55 |
| <i>Abstract</i> | 56 |
| Methods | 58 |
| Study Area and Bighorn Sheep Population..... | 58 |
| Observations..... | 59 |
| Statistical Procedures | 59 |
| Results | 60 |
| Number of Chews Per 10 Boli | 60 |
| Time Required to Process 10 Boli..... | 61 |
| Relationship Between Processing Time and Number of Chews..... | 61 |
| Lamb Sex, Age and Season..... | 61 |
| Discussion | 62 |
| Acknowledgments | 66 |
| SECTION IC : UN ANIMAL D'AGE CONNU MAIS D'EFFICACITE D'ALIMENTATION REDUITE : UN PROBLEME DE FAIM ET DE MOYENS..... | 70 |
| Méthodes | 71 |
| Méthode 1..... | 72 |
| Méthode 2..... | 72 |
| Méthode 3..... | 72 |
| Résultats | 73 |
| Méthode 1..... | 73 |
| Méthode 2..... | 74 |
| Méthode 3..... | 74 |
| Discussion | 75 |
| CHAPITRE II : CHOISIR LE SEXE DE SON JEUNE : MAXIMISER LE RETOUR EN VALEUR SELECTIVE DE CHAQUE EVENEMENT DE REPRODUCTION | 77 |
| SECTION IIA : OFFSPRING SEX RATIO MANIPULATION IN UNGULATES IS RARE..... | 78 |
| <i>Abstract</i> | 79 |
| Methods | 82 |

| | |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Study Area and Population..... | 82 |
| Indices of Maternal Condition..... | 83 |
| Statistical Analyses | 83 |
| Results | 84 |
| Discussion | 84 |
| Acknowledgements | 87 |
| SECTION IIB : MATERNAL AGE IS NOT A PREDOMINANT DETERMINANT OF PROGENY | |
| SEX RATIO VARIATION IN UNGULATES | 92 |
| The Trivers and Willard model does not predict a deterministic relationship between progeny sex ratios and maternal age | 93 |
| Maternal age does not determine progeny sex ratios in ungulates..... | 95 |
| Maternal condition is a reliable cue for investment capacity in most ungulates.... | 96 |
| Conclusion..... | 97 |
| COMPLEMENT AUX SECTIONS IIA ET IIB : LA SALTZA DU DEMON DARWINIEN | 102 |
| CONCLUSION GENERALE | 109 |
| BIBLIOGRAPHIE | 112 |
| ANNEXE..... | 142 |

Liste des tableaux

| | | |
|---|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1 | Section Ia. Sources of variation in date of peak fecal crude protein content, peak level and total crude protein-days for bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta..... | 44 |
| 2 | Section Ia. Linear regressions between two measures of food quality based on fecal crude protein content (peak fecal crude protein content and the number of crude protein-days over the summer), and average summer mass gain for different age-sex classes of bighorn sheep..... | 45 |
| 3 | Section Ia. Model selection for summer growth rate of bighorn sheep lambs and yearlings..... | 46 |
| 4 | Section Ia. Model selection for the summer growth rate of 2- and 3-year-old males and adult ewes..... | 47 |
| 5 | Section Ib. Rumination speed (number of chews per second) for 11 ungulate species or breeds in 13 different studies..... | 67 |
| 6 | Section IIa. Model selection for the probability of producing a son by bighorn sheep ewes at Ram Mountain, Alberta..... | 88 |
| 7 | Section IIb. Relationship between maternal age and progeny sex ratios (PSR) in published studies of ungulate..... | 99 |

Liste des figures

1. Section Ia. The crude protein content of bighorn sheep feces during summer 1995 at Ram Mountain, Alberta..... 48
2. Section Ia. Fecal crude protein-days compared to the number of adult females in the Ram Mountain population..... 49
3. Section Ia. Relationship between the number of fecal crude protein-days during summer and the residual rate of mass gain by non-lactating bighorn ewes, after accounting for individual body mass in June, at Ram Mountain..... 59
4. Section Ib. Number of chews per 10 boli plotted against the time needed to process 10 boli 68
5. Section Ib. Rumination speed of bighorn sheep ewes on Ram Mountain..... 69
6. Section IIa. For bighorn ewes in the Ram Mountain population that produced at least 3 lambs (including at least one of each sex) at 6 to 10 years of age, the percent deviation from their average adult mass in mid-September according to the sex of the lamb born the following year..... 89
7. Section IIa. The average adult mass of bighorn ewes compared to the sex ratio of the lambs they produced at 6-10 years of age..... 90

8. Section IIa. The proposed model, relating the strength of selection for offspring sex ratio manipulation to the food availability per capita and the strength of the relationship between social rank and access to resources..... 91

Aux rencontres qui compteront

INTRODUCTION

Chaque année, lorsque les beaux jours reviennent, des milliers de spectateurs se disputent les billets d'entrée au stade de Roland Garros. L'intérêt que suscite le tennis chez le public réside certainement dans la richesse des stratégies mises en place par chacun des deux joueurs à l'occasion d'une rencontre. Au commencement, nul n'est capable d'anticiper le nombre de sets qui vont devoir être disputés. Les joueurs se retrouvent donc confrontés à un problème tactique : il leur convient en effet de trouver le meilleur compromis lors de l'allocation de l'énergie pour maximiser leur chance de remporter le set en cours sans compromettre la suite de la rencontre. Un bon stratège sera donc un joueur d'une part limitant ses dépenses énergétiques au seuil minimum requis pour gagner un set, sans oublier une alimentation optimale afin de limiter le coût que représente chacun des sets, et d'autre part un joueur capable d'ajuster son jeu (défense/attaque) set après set pour s'adapter à celui de son adversaire compte tenu non seulement de sa propre condition, mais aussi de celle du joueur adverse. Comme nous le verrons, cette image choisie pour introduire mon travail au plus grand nombre dépeint très exactement le plan choisi pour son développement. Poursuivons la métaphore afin de justifier ce plan.

Bien que chaque tournoi amène son lot de "démons de la terre battue", joueurs apparemment invincibles flirtant avec la perfection aussi bien au service qu'en attaque de fond de court ou de filet, ou encore en défense, tous finissent par révéler des faiblesses qui seront tôt ou tard exploitées par leurs adversaires. Dans la nature, les "démons darwiniens" (Law, 1979) n'existent pas non plus. Ce terme, désignant des créatures imaginaires vivant indéfiniment et se reproduisant sans limite et ce dès leur naissance, met le doigt sur le principe de l'allocation d'énergie, notion centrale de la théorie des stratégies biodémographiques : les ressources dont dispose un individu étant limitées, toute allocation d'énergie à une fonction (maintien, croissance ou reproduction) le sera au détriment des autres fonctions (Williams, 1966; Stearns, 1992). Ainsi, pour la fonction de reproduction, on désignera par "effort de reproduction" la fraction de l'énergie totale dont dispose un individu, allouée à cette fonction. Se reproduire pourra donc avoir un coût en terme de survie, ou de croissance dans le cas des jeunes individus (Sadleir, 1969). Il peut en outre exister des conflits au sein même de chacune des fonctions principales. Ainsi, poursuivant avec le cas de la reproduction, engendrer un grand nombre de descendants une année donnée pourra par exemple avoir une influence négative sur son succès reproducteur l'année suivante.

Par action de la sélection naturelle, seront retenus les individus ayant trouvé les meilleurs compromis lors des choix d'allocation de l'énergie entre fonctions et au sein de chacune d'elles, compte tenu du contexte environnemental. La valeur sélective d'un individu est définie comme la pertinence de ses choix comparativement à ceux des autres membres de sa population, pertinence généralement appréciée à l'aide du succès reproducteur, s'agissant de l'unique paramètre offrant prise à la sélection naturelle *in fine* (Williams, 1966). Le mot « choix » est bien entendu à prendre hors de tout contexte de démarche consciente de la part de l'individu. Il s'agit de « choix évolutifs ».

L'objectif de ce travail est de s'intéresser à certaines tactiques de reproduction mises en place par les individus dans le but de maximiser leur valeur sélective, c'est à dire d'optimiser chaque événement de reproduction d'une part en limitant les coûts et d'autre part en maximisant les bénéfices qui y sont potentiellement associés. Il est cependant évident que les tactiques développées dépendront non seulement de l'espèce, mais aussi, comme nous le verrons, des caractéristiques des individus et de leurs milieux pour une espèce donnée.

Au même titre que l'effort d'un joueur de tennis doit être réparti entre les différents sets constituant une rencontre s'il veut maximiser ses chances de réussite, les ongulés adoptent généralement une tactique visant à répartir leur effort de reproduction tout au long de leur vie, généralement longue comparativement aux autres mammifères placentaires, et présentent ainsi un âge de première reproduction précoce relativement à leur durée de vie (Gaillard et al., 1989; Pontier et al., 1993). Définis ainsi, ils seront qualifiés de « proches de l'extrémité *itéropare* » sur le continuum semelparité-itéroparité, s'opposant à des espèces se reproduisant plus tardivement comparativement à leur durée de vie et dont la tactique de reproduction consiste davantage à maximiser le succès d'un nombre réduit d'événements de reproduction en maximisant l'effort de reproduction à ces/cette occasion(s) (Gaillard et al., 1989; Pontier et al., 1993). Gardant à l'esprit le positionnement des ongulés dans cette classification, il apparaît logique de constater que bon nombre d'études ont souligné l'importance de la durée de la vie chez les femelles ongulés comme composante importante de leur succès reproducteur à l'échelle de la vie (Clutton-Brock et al., 1988 ; Bérubé et al., 1999). Minimiser les coûts à l'échelle de chaque événement de reproduction semble donc constituer une tactique intéressante chez les femelles ongulés dans l'objectif de maximiser

leur valeur sélective sur le long terme. Comment y parvenir ? Des éléments de réponses seront apportés par le premier chapitre de ce travail qui comportera lui - même deux axes principaux. Il s'agira dans un premier temps d'étudier les relations entre la qualité du milieu et les tactiques de prise de poids estivale chez les femelles du Mouflon américain (dénommé dans la suite du document par le terme « bighorn ») en fonction de leur statut reproducteur : comment évolue la quantité d'énergie allouée à la reproduction en fonction des conditions environnementales ? Le second axe du premier chapitre s'intéressera à identifier d'éventuelles tactiques d'alimentation dont la mise en place par les femelles reproductrices pourrait constituer une réponse au coût potentiel de la reproduction. Cette première partie du travail pourrait donc être rapprochée de la stratégie d'alimentation et de gestion de l'effort mise en place par le sportif tout au long de la rencontre. Une seconde approche, complémentaire de la première, existe. Investir sur le long terme n'exclut pas en effet l'existence d'une tactique à l'échelle de chacun des événements de reproduction. Au même titre qu'un joueur adapte son jeu compte tenu de sa condition set après set, elle consiste cette fois à optimiser les retombées de l'effort de reproduction en adaptant celui-ci compte tenu de sa condition et, comme nous le verrons, également de celle des autres membres de la population. Cette perspective sera développée dans le second chapitre de ce travail en s'interrogeant à titre d'exemple sur la validité chez le mouflon d'un modèle théorique aussi intuitif que discuté dans la littérature prévoyant un choix du sexe du jeune par la femelle en fonction de sa condition compte tenu des avantages sélectifs qu'un tel phénomène pourrait conférer à l'individu concerné (Trivers & Willard, 1973).

Chacun de ces deux chapitres sera structuré autour de publications soumises ou sous presse, complétées par des approfondissements techniques ou théoriques dégageant les idées maîtresses des sous-chapitres. Une conclusion générale clôturera ce travail. Les pages qui suivent et complètent cette introduction ont comme objectif l'exposé nécessaire des bases théoriques et des faits empiriques pour permettre au plus grand nombre de lecteurs de se plonger dans ce travail. Elles reprennent le plan que suivra cette thèse, et sont ainsi structurées en deux parties.

I - Limiter les risques ou coûts potentiellement associés à chaque événement de reproduction : un investissement sur le long-terme

Compte tenu de la définition même de l'effort de reproduction énoncée ci-dessus, se reproduire signifie risquer. Des coûts potentiels, en terme de survie ou de croissance, donc de reproduction, et ainsi *in fine* de valeur sélective accompagnent l'entrée en reproduction. Le rapport coût / bénéfice de l'événement de reproduction varie en fonction des caractéristiques des individus comme de celles du milieu dans lequel ils *évoluent*. Ainsi, les biches allaitantes de cerf élaphe (*Cervus elaphus*) sont en moins bonne condition que les non reproductrices à l'entrée de l'hiver, leur survie, corrigée par l'âge, est inférieure ou encore leur fécondité réduite lors de la saison de reproduction suivante (Clutton-Brock et al., 1983). Ces différences, interprétées par les auteurs en terme de coûts de reproduction, deviennent clairement plus prononcées dans le cas des jeunes et vieilles femelles, *a fortiori* lors des années de forte densité de population (Clutton-Brock et al., 1983). De même, chez le bighorn, le coût d'une reproduction précoce en terme de gain de masse ou de succès reproducteur l'année suivante ne devient apparent qu'à forte densité (Festa-Bianchet et al., 1995; Gallant et al., 2001). Si l'âge et la densité (y compris lors de la phase juvénile de la mère (Festa-Bianchet et al., 1998)) sont les deux facteurs de variation des coûts de la reproduction les plus généralement reportés, d'autres existent. Ainsi, le rang social (Gomendio et al., 1990) ou encore le poids (Festa-Bianchet et al., 1998) des individus peut faire varier l'importance du coût de la reproduction, de même que les facteurs climatiques (Sand, 1996). De plus, si ce coût se mesure généralement par un effet de la reproduction sur la survie, le gain de masse ou encore la fertilité, d'autres paramètres tels le parasitisme (Festa-Bianchet, 1989), ou encore la date de mue (Clutton-Brock et al., 1983; Pérez-Barbería & Nores, 1996) peuvent traduire ce coût de la reproduction avant qu'il n'affecte ces paramètres. Notons que la mesure de ces coûts de reproduction reste encore sujette à débats (Tuomi et al., 1983; Reznick, 1985; 1992). Les études énumérées ci-dessus laissent supposer l'ubiquité des coûts de reproduction chez les ongulés. Une attention particulière révèle cependant qu'elles concernent plus spécifiquement des individus chez lesquels la reproduction est effectuée de façon claire aux dépens d'autres fonctions, qu'il s'agisse de la croissance dans le cas des femelles primipares (se reproduisant pour la première fois), ou de la maintenance dans le cas des femelles adultes initialement en mauvaise condition (effet de la densité, du climat, du rang social...). En

dehors de ces conditions, somme toute très particulières, qu'en est-il des coûts de la reproduction sur la valeur sélective des individus?

Tuomi et al. (1983) proposent qu'ils ne sont pas incontournables, semblant de ce fait relativiser l'importance des notions de coûts et de compromis, pourtant fondamentales dans la théorie d'évolution des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992). La pertinence des « choix évolutifs » des individus étant uniquement appréciable par la valeur de leur succès reproducteur au cours de leur vie, la meilleure tactique est celle qui optimisera ce paramètre. Dans le cas des ongulés énoncé plus haut, il semble que la tactique choisie soit celle de l'investissement à long terme plutôt que de la maximisation des bénéfices d'un faible nombre d'événements de reproduction. Il paraît donc raisonnable d'admettre que l'optimisation de la survie adulte, paramètre fortement corrélé au succès reproducteur à l'échelle de la vie (Clutton-Brock et al., 1988; Bérubé et al., 1999), soit de toute première importance chez ces espèces. Le net contraste reporté entre les patrons de variation de la survie adulte et le recrutement chez un grand nombre d'espèces d'ongulés semble fortement corroborer cette attente (Gaillard et al., 1998; Gaillard et al., 2000b). Les résultats récents d'études à long-terme révèlent en effet très nettement une opposition entre la stabilité inter annuelle et le niveau élevé de la survie adulte d'une part et la grande variabilité de la survie juvénile d'autre part. Reste à identifier les moyens utilisés par les individus pour y parvenir. Compte tenu de la théorie des compromis, minimiser les risques encourus pourrait résulter par exemple d'une diminution de l'effort à chaque événement de reproduction et donc des coûts y étant potentiellement associés (Eberhardt, 1985). Comment et jusqu'où? Tuomi et al. (1983) proposent deux solutions à la réduction des coûts associés à la reproduction : l'augmentation de l'entrée d'énergie (synchronie des naissances lors de la saison optimale de végétation, par exemple, sur laquelle nous reviendrons), ou le recours à des réserves stockées, qui seront reconstituées lors de la saison de végétation. Cette dernière tactique est celle choisie par les espèces qualifiées de « capital breeders » et s'oppose à celle des « income breeders », dont la reproduction est davantage tributaire des ressources alors disponibles (Jönsson, 1997).

On pourrait également concevoir une tactique, non exclusive, consistant pour les femelles reproductrices à adapter leur effort de reproduction aux conditions environnementales, autrement dit à l'énergie disponible, et ce à chaque événement de reproduction. Cela signifierait donc qu'elles opteraient pour la préservation de leur propre condition au détriment de celle de leur jeune lorsque le milieu se dégrade (Clutton-Brock,

1991). Les études empiriques semblent confirmer que cette possibilité est réalité. En cas de stress alimentaire, les femelles ongulés produisent en effet moins de lait (Oftedal, 1985), défendent moins âprement leur(s) jeune(s) (Smith, 1987), diminuent la fréquence du toilettage des jeunes (Festa-Bianchet, 1988a; Rachlow & Bowyer, 1994) ou encore avancent leur sevrage (Réale & Boussès, 1995 ; voir une discussion générale à ce sujet par Lee et al. (1991)). En conséquence, la dégradation du milieu se répercute sur les jeunes ongulés en terme de réduction de masse (Byers & Hogg, 1995; Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998) ou de survie (Clutton-Brock et al., 1987). Cependant, il est clair que cette simple constatation des effets d'une dégradation du milieu sur les paramètres démographiques des mères et de leur progéniture est loin de constituer une preuve d'une tactique conservacionniste de la part de celles-ci. Comme nous venons de le voir, la théorie issue des stratégies biodémographiques semblerait certes la justifier dans leur cas, les études empiriques sembleraient aller dans ce sens, mais seules des études bien ciblées pourraient permettre de valider cette hypothèse. Dans cette optique, Festa-Bianchet & Jorgenson (1998) ont ainsi montré que la baisse du gain de masse chez les agneaux bighorn consécutive à une augmentation de la densité n'était pas, au même titre que celle constatée chez leur mère, le simple reflet direct et proportionnel de la dégradation du milieu, mais bien due à une réduction de l'effort de reproduction des femelles dans ces circonstances : alors que l'effet de la densité sur le gain de masse estival des femelles allaitantes était négligeable, celui des agneaux était réduit de près de 25% les années de forte densité comparativement aux années de faible densité. Je reviendrai plus largement sur ce concept de tactique conservacionniste dans le cadre de la section **Ia** et principalement à l'occasion de l'approfondissement qui le complétera, en basant également mon argumentation sur des études concernant d'autres espèces. L'objectif de la section **Ia** est double. Il s'agit dans un premier temps de tenter de mettre en place un indice de la qualité de l'alimentation basé sur l'azote fécal, paramètre reflétant la qualité du régime alimentaire, puis d'utiliser cet indice pour mieux comprendre l'effet de la qualité du milieu dans les tactiques de reproduction des femelles ongulés en prenant le cas du bighorn comme point de départ. Cette étude est rendue possible grâce à la base de données exceptionnelle de Ram Mountain, le site d'étude considéré dans l'ensemble de ce travail, qui regroupe des données de démographie et d'analyses d'échantillons fécaux sur 23 années.

Réguler le niveau de l'effort de reproduction n'exclut bien entendu pas l'optimisation de l'utilisation des ressources alimentaires dans le but d'augmenter la quantité d'énergie qui sera répartie ensuite entre les différentes fonctions, dont la reproduction. Chez les ongulés, la lactation se traduit par une augmentation de 150% de la demande énergétique par rapport à la simple maintenance (Loudon, 1985). La disponibilité en ressources à cette occasion apparaît donc être un paramètre fondamental pour réduire (voire supprimer) le coût potentiel de la reproduction en terme de valeur sélective (Tuomi et al., 1983). Dans les régions de type alpin ou arctique, caractérisées par une végétation hautement nutritive sur un temps très limité, il semble intuitif de penser que la variabilité dans les dates de naissance des jeunes doit être de toute première importance pour expliquer celle dans leur survie : en effet, un jeune né juste avant le pic de végétation pourra profiter pleinement des ressources disponibles, que ce soit directement ou par l'intermédiaire de la lactation. Un jeune né plus tardivement aura en revanche un handicap dans la «course contre la montre» engagée avant l'hiver pour l'obtention d'un poids minimal conditionnant sa survie (Clutton-Brock et al., 1982a; Festa-Bianchet et al., 1996; Gaillard et al., 1998); une mise-bas tardive ayant ainsi toutes les chances d'être contre-sélectionnée. C'est ainsi que les jeunes nés tôt dans la saison survivent mieux chez beaucoup d'espèces d'ongulés (Bunnell, 1982; Festa-Bianchet, 1988a; Festa-Bianchet, 1988c) ou bénéficient d'un poids supérieur au moment du sevrage (Bérubé, 1997). Si calquer son cycle de reproduction sur celui de la végétation permet sans aucun doute aux femelles ongulés de limiter les risques associés à une reproduction potentiellement coûteuse, «limiter» ces risques peut être insuffisant, et les individus retenus par la sélection naturelle seront ceux capables d'optimiser l'utilisation de ces ressources. Différentes tactiques mises en place par les femelles reproductrices pour compenser au mieux le coût énergétique que représente la lactation ont été reportées dans la littérature. Elles comprennent principalement une augmentation du temps consacré à l'alimentation (Clutton-Brock et al., 1982b; Komers et al., 1993; Penning et al., 1995; Gibb et al., 1999) ou encore un taux de prélèvement de la végétation (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998) ou une sélectivité (Clutton-Brock et al., 1982a; Clutton-Brock et al., 1982b) plus importants. En été, les femelles bighorns reproductrices ne semblent accroître aucun de ces paramètres (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998). Leur gain de masse alors inférieur à celui des femelles non reproductrices constitue-t-il une preuve de l'absence de développement de tactique alimentaire répondant au coût de la lactation? Certes non, des coûts de reproduction ont été clairement mis en évidence chez des

espèces où les femelles reproductrices augmentaient leurs apports alimentaires de diverses manières (Clutton-Brock et al., 1982a; Clutton-Brock et al., 1982b; Clutton-Brock et al., 1983). L'objectif de la section **Ib** est donc d'essayer de mettre en évidence une différence de comportement alimentaire entre femelles bighorns en fonction de leur statut reproducteur, en s'intéressant aux patrons de rumination dont la pertinence potentielle dans cette problématique a été révélée par certaines études effectuées à l'échelle de l'individu et dans des perspectives physiologiques, mais jamais dans une optique d'évolution des traits d'histoire de vie et chez un ongulé sauvage. Ces considérations en termes de physiologie alimentaire et de suivi de population d'ongulés sauvages abordées dans le cadre de la section **Ib** déboucheront tout naturellement sur la section **Ic**. Cette dernière a pour objectif de proposer quelques pistes pour quantifier la diminution d'efficacité alimentaire chez un cerf de Virginie auquel 1 à 3 dents auraient été retirées dans le but d'estimer son âge (Nelson, 2001). Si l'utilité de connaître ce paramètre ne fait aucun doute dans le cadre des études des grands mammifères en égard à la forte structuration en âge de leurs populations (Gaillard et al., 2000b), les limites potentielles d'un tel procédé en terme d'éthique méritent toutefois d'être considérées (Festa-Bianchet et al. 2002, annexe). Déterminer l'effet de l'extraction dentaire sur la prise alimentaire et à plus long terme sur la valeur sélective de l'individu devrait permettre d'aider à les appréhender.

II - Choisir le sexe de son jeune : maximiser le retour en valeur sélective de chaque événement de reproduction

Le commencement de la partie précédente insistait sur la notion de risque associé à chaque événement de reproduction. Ainsi, se reproduire à l'âge de deux ans à forte densité semblait-il trop *risqué* par exemple pour les femelles bighorns, c'est à dire *potentiellement coûteux* en terme de valeur sélective (Festa-Bianchet et al., 1995). Se reproduire ou ne pas se reproduire n'aura pas les mêmes retombées sur la valeur sélective des individus en fonction de leurs caractéristiques et la décision de se reproduire résulte donc d'un « calcul évolutif » de toute première importance. L'issue de cette décision dépendra du rapport coûts/bénéfices potentiellement associé à l'événement de reproduction. On peut alors s'interroger quant à l'existence de paramètres de reproduction que les femelles pourraient faire varier dans le but d'optimiser les retombées, en terme de valeur sélective, de l'investissement que représente la reproduction. Ceux qui viennent rapidement à l'esprit sont généralement des paramètres ne

prenant pas en compte les différences inter-individuelles. Ainsi, le choix des sites de mise-bas chez la plupart des espèces d'ongulés reflète-t-il l'existence d'une tactique anti-prédatrice de la part des femelles. De même, la date de mise bas coïncidant avec le pic printanier de la végétation, les mères maximiseront leurs chances de pouvoir faire face au coût que représente la lactation. Davantage que d'une tactique, intéressant par définition le niveau individuel, il s'agit là d'une caractéristique de l'*espèce*, autrement dit d'une tactique *fixée* : il est clair que *toutes* les femelles ont avantage à mettre bas à l'abri des prédateurs et ce à un moment propice en terme de disponibilité en ressources alimentaires. Cependant, la maximisation d'un paramètre par définition *relatif* tel que la valeur sélective requiert l'intervention de tactiques basées sur des caractéristiques individuelles, autrement dit des paramètres offrant une variabilité dans la population. Ainsi, répondre à la question initiale de l'existence de paramètres de reproduction que les femelles pourraient faire varier afin de maximiser leur valeur sélective revient à se demander si les femelles peuvent faire varier la valeur de certains paramètres de reproduction *et* si les retombées résultant de ce choix dépendront de leurs caractéristiques individuelles (condition physique, âge, rang social...). En plus des paramètres ayant trait à la mise-bas, tels le lieu ou le moment, une reproduction est caractérisée par la portée elle-même, et en particulier le sexe du/des jeunes. Compte tenu des caractéristiques individuelles de la mère, la production d'un jeune aura-t-elle le même retour en valeur sélective quel que soit son sexe ? Le cas du cerf suggère fortement que non. Il a en effet été montré chez cette espèce que les fils issus des femelles dominantes parvenaient à un succès reproducteur à l'échelle de leur vie bien supérieur à celui des mâles nés de mères subordonnées, alors qu'il n'existait pas de différences dans le cas des filles (Clutton-Brock et al., 1984a). Cela signifierait donc que dans certains cas au moins, que nous tenterons d'identifier dans la suite du développement, le sexe du jeune pourrait constituer un paramètre de tout premier plan dans l'importance du retour en valeur sélective associé à un événement de reproduction, le « sexe optimal » dépendant des caractéristiques de la mère. De nombreuses théories ont ainsi légitimement vu le jour autour de l'idée que les mères devraient choisir le sexe de leur(s) jeune(s) en fonction de leurs caractéristiques individuelles. De façon plus générale, il est attendu que la mère (ou les parents) investisse plus lourdement dans le sexe le plus apte à faire fructifier cet investissement, c'est à dire à maximiser le retour en valeur sélective (Willson & Pianka, 1963; Trivers, 1972; Trivers & Willard, 1973; Clark, 1978; Williams, 1979; Maynard-Smith, 1980; Clutton-Brock et al., 1981; Silk, 1983; Verme,

1983; Clutton-Brock & Iason, 1986; Frank, 1990; Clutton-Brock, 1991; Leimar, 1996; Dittus, 1998; Hewison & Gaillard, 1999). Ces théories supposent par nature qu'il existerait un mécanisme biologique permettant ce choix et que l'expression de ce mécanisme soit moins coûteuse que l'absence de choix. Je n'aborderai qu'indirectement cette problématique, et le lecteur intéressé pourra se tourner vers les nombreuses revues qui y sont consacrées (Clutton-Brock & Iason, 1986; Krackow, 1995a; Krackow, 1995b; James, 1997).

Quel sexe pour quelle mère ?

Dans la littérature, les revues consacrées à la variation adaptative de la sex ratio s'organisent généralement sous forme d'un inventaire des différents modèles coexistant dans ce domaine. Si l'avantage en terme de clarté est indéniable, il me semble que l'absence de liens logiques entre ces différents modèles résulte trop souvent en une sous-estimation de leur complémentarité en les faisant faussement apparaître comme exclusifs. L'opposition nette entre deux prédictions issues de deux modèles différents ne doit pas faire apparaître ces deux modèles comme contradictoires, mais être perçue comme une simple description des différences entre les deux entités (espèce ou population) auxquelles ils s'appliquent.

Quels que soient l'espèce, la population ou l'individu, le bénéfice net pour la mère d'un ajustement de la sex ratio de ses descendants dépendra de trois paramètres : l'avantage différentiel selon le sexe du jeune retiré de la caractéristique transmise, l'intensité de cette transmission et les coûts qui *peuvent* y être associés. Je pense en effet que les coûts associés à la transmission d'une caractéristique de la mère au jeune ne sont pas obligatoires, ce qui me fait préférer le terme volontairement très général de « transmission » à celui d'« investissement », sensu Trivers (1972), qui désigne le fait d'accroître les chances de survie (et de succès reproducteur) du jeune au prix d'une diminution de sa propre capacité à investir dans d'autres jeunes (issus des événements de reproduction futurs ou passés (Clutton-Brock et al., 1983)). Ainsi, chez certains macaques (*Macaca mulatta*, Altmann et al., 1988) et babouins (*Papio cynocephalus*, Simpson & Simpson, 1982), les filles héritent du statut social de leur mère. Il est peu probable que cette transmission résulte d'un « investissement » de la part de la mère, qui se traduirait par définition par un coût supplémentaire à celui de la reproduction. Cet héritage possède un effet important sur les filles, clairement avantageux dans le cas des filles issues de mères dominantes et désavantageux pour les filles nées de

femelles subordonnées, dans la mesure où leur succès reproducteur dépend de leur rang social. En revanche, les fils se dispersent et n'héritent pas ou peu du rang de leur mère. Cet exemple, rendu simple par le fait que la transmission de la caractéristique considérée (ici le rang) n'est pas coûteuse pour la mère, permet de prédire que les femelles dominantes devraient produire des filles, alors que les femelles subordonnées auraient intérêt à produire des fils compte tenu (1) de l'existence de la transmission forte d'une caractéristique exclusivement de la mère vers la fille et (2) de l'effet de cette caractéristique sur la valeur sélective de la fille, et donc *in fine* de la mère. La source de cette prédiction n'est autre que le modèle proposé par Trivers et Willard en, 1973 (MTW), étendu. En effet, ces auteurs ayant pris comme exemple le cas des mammifères polygynes et dimorphiques dans leur article, leur modèle est trop souvent limité au cas où les fils constitueraient la meilleure option pour les mères en bonne condition car ils fructifieraient mieux le surplus d'investissement de leur mère que les filles. Je reviendrai sur le cas du MTW *sensu stricto* un peu plus loin. Notons que dans le cas du MTW *sensu stricto*, il s'agit bien d'un *investissement* au sens de Trivers (1974) dans la mesure où il se traduit non pas par une simple transmission « passive » du rang social, mais bien par une augmentation de l'approvisionnement d'un sexe par rapport à l'autre. Il me semblait intéressant d'introduire ce modèle dans un cadre qui n'est pas celui où il apparaît habituellement. Notons que le MTW prend un nom différent, et plus explicite, lorsqu'il s'adresse à des cas tels ceux dépeints par Altmann et al. (1988) et Simpson & Simpson (1982) : « l'hypothèse de la fille avantagée » (HFA) (Hiraiwa-Hasegawa, 1993).

Dans le cas de l'HFA, la dispersion différentielle en fonction du sexe n'est importante que par le fait qu'elle résulte secondairement en un héritage du rang social de la mère à la fille exclusivement. Si le milieu se dégrade, la dispersion différentielle peut en revanche devenir un paramètre de toute première importance car une nouvelle pression de sélection peut apparaître dans la population : la compétition pour les ressources locales (ressources alimentaires principalement). Dans la mesure où les filles demeurent dans leur lieu de naissance alors que les fils se dispersent, chaque naissance de fille représente une menace de compétition supplémentaire, ce qui n'est pas le cas des fils. Silk (1983) reporte que dans ces conditions, les femelles tentent de limiter le recrutement de filles dans la population en agressant les filles immatures de leurs conspécifiques. Notons que ces agressions peuvent commencer alors que les filles ne sont encore que portées par leur mère (Simpson et al.,

1981). Dans la mesure où la capacité d'une femelle à défendre sa fille dépend de son rang social, le sexe optimal à produire dépendra lui aussi de sa place dans la hiérarchie. Silk avance donc une explication évolutive aux patrons de sex ratio constatés dans une population captive de macaques (*Macaca radiata*) dans laquelle les femelles dominantes donnent naissance à une descendance équilibrée entre filles et fils alors que les femelles subordonnées donnent majoritairement naissance à des fils. L'HFA et l'hypothèse de Silk aboutissent donc aux mêmes prédictions quant à la relation sexe optimal – rang de la mère, la première insistant sur les bénéfices pour les mères dominantes à donner naissance à des filles via la transmission de leur rang, alors que la seconde souligne les coûts (coups?!) que pourrait représenter la naissance (ou la conception) d'une fille pour des femelles subordonnées, protectrices inefficaces dans un habitat propice à la compétition pour les ressources locales. L'hypothèse de Silk prend quelquefois l'appellation d'hypothèse de « compétition pour les ressources locales, au niveau individuel » (Hewison et al., 1999a; Nunn & Pereira, 2000). Elle est en effet souvent perçue comme une extension d'une hypothèse proposée par Clark (1978) et intéressant le cas de groupes de femelles apparentées, l'hypothèse de « compétition pour les ressources locales » (LRC). Clark propose que dans des conditions de compétition, la sex ratio à l'échelle du groupe devrait être biaisée en faveur du sexe se dispersant, généralement les fils, pour des raisons analogues à celles énoncées dans le cadre de l'hypothèse de Silk : un évitement de la compétition. Clark base son hypothèse sur trois types d'approche : l'étude de spécimens de musées, celle d'animaux captifs et des observations de terrain. Insistons sur le fait que la LRC ne prend pas en compte les caractéristiques individuelles des femelles, et n'intéresse que le niveau du groupe. Le fait que cette hypothèse s'adresse à des groupes d'individus apparentés est loin d'être secondaire dans la mesure où il est alors inutile d'invoquer la sélection de groupe, ce qui rend cette hypothèse intellectuellement satisfaisante. En effet, selon Clark, tant que les ressources alimentaires ne sont pas limitantes, il est avantageux pour le groupe de recruter des femelles qui, restant sur place, participeront à la sécurité des jeunes (détection et évitement des prédateurs en particulier). Lorsque le milieu se dégrade, l'intérêt du groupe est à l'inverse de favoriser le recrutement de fils dont l'élevage ne représente un coût que modéré, ces derniers se dispersant précocement. Notons enfin que la LRC mais aussi l'hypothèse de Silk trouvent élégamment crédit dans les résultats d'une étude portant sur les patrons de variation de la sex ratio des singes araignées (*Ateles paniscus*, McFarland-Symington (1987)). Cette espèce présente l'intérêt d'une philopatrie mâle. Si la

sexe ratio globale est biaisée en faveur cette fois des femelles, comme le laisse supposer la LRC (si l'on admet que la population étudiée, formée d'individus apparentés, évolue dans un habitat limitant), il est également intéressant de constater que ce biais provient exclusivement de la descendance des femelles subordonnées, accréditant donc également l'hypothèse de Silk.

Nous avons vu que le MTW étendu prévoyait que les mères dominantes de macaques et babouins devraient produire davantage de filles dans la mesure où celles-ci héritaient d'une caractéristique dont leurs frères n'héritaient pas et que cette caractéristique influençait positivement leur succès reproducteur : il s'agit de l'HFA. Au sens strict, le MTW s'adresse plus spécifiquement aux mammifères polygynes au dimorphisme sexuel important (Trivers & Willard, 1973). Dans leur cas, d'autres paramètres doivent être considérés compte tenu de leur importance potentielle dans ce contexte. Chez ces espèces, un mâle en bonne condition au moment de la reproduction aura un avantage très net en terme de succès reproducteur par rapport à un mâle en moins bonne condition, alors que l'amélioration de la qualité d'une femelle aura moins d'influence sur l'accroissement de son succès reproducteur (Trivers & Willard, 1973). Ainsi, sous condition d'une influence forte de la qualité de la femelle sur la qualité du jeune au moment de la reproduction, il serait optimal pour une femelle d'ajuster le sexe de son jeune en fonction de sa capacité à investir dans ce jeune. Selon le MTW, une femelle en bonne condition relativement aux autres femelles de la population devrait donc produire plus de fils, alors qu'une femelle de moins bonne condition relative gagnerait, ou disons plutôt perdrait moins, à produire préférentiellement des filles.

Il est important d'insister sur le fait que l'intérêt à produire un fils pour une femelle en bonne condition est donc conditionnel non seulement à l'importance de la caractéristique transmise sur le succès reproducteur du fils par rapport à celui de la fille, mais également à l'existence d'une relation forte entre la condition de la mère et celle du fils. Si ce dernier présumé a déjà été vérifié dans le cas de certaines espèces (daim, *Dama dama*, (Birgersson & Ekvall, 1997), bighorns (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Réale et al., 1999b), cerf élaphe (Clutton-Brock et al., 1986)), rien ne dit qu'il s'agit là d'une relation répandue. En effet, dans la mesure où les mâles se reproduisent souvent longtemps après la fin de l'investissement maternel et parfois loin de l'endroit où ils sont nés, il n'est pas surprenant de

constater parfois de totales indépendances entre la condition de la mère et celle du fils à l'âge adulte chez différents groupes, l'effet de l'environnement pouvant diminuer l'importance de l'effet maternel sur la condition physique du jeune mâle (Green & Rothstein, 1991; Gaillard et al., 1993a) et la place de la mère dans la hiérarchie d'origine n'influencer en rien celle du fils dans la population où il se reproduira (Hiraiwa-Hasegawa, 1993). A l'opposé, si l'effet de la condition d'une fille peut être moins important dans la détermination de son succès reproducteur, il se peut par contre que sa mère la détermine plus fortement. En effet, les femelles se reproduisent généralement plus précocement que leurs frères, et partagent souvent le domaine vital de leur mère. L'idée d'une sous-évaluation de l'importance de l'HFA ou d'une sur-évaluation de celle du MTW dans les variations de la sex ratio est alors envisageable, en particulier dans les cas des ongulés, souvent synonymes exclusifs de polygynie et de dimorphisme sexuel. Je reviendrai sur le cas des ongulés plus spécifiquement un peu plus loin. Cette idée est d'autant plus justifiée si l'on suit le raisonnement de Leimar (1996). Selon lui, globalement, dans la mesure où le MTW présuppose que la qualité de la mère soit transmise aux enfants, il apparaît illogique de passer outre cette relation lorsque l'on considère la seconde génération. Autrement dit, si la qualité des jeunes issus d'un fils de bonne qualité n'a pas de raison d'être en moyenne supérieure à celle des jeunes issus d'un fils moins performant (sous certaines conditions), une bonne condition maternelle sera en revanche synonyme de bonne condition pour les jeunes. Ainsi, davantage que le succès reproducteur, c'est la valeur reproductive qu'il conviendrait de considérer. Fort de ce postulat, Leimar élabore un modèle selon lequel, pour certaines valeurs relatives des quatre relations qualité de la mère – qualité du jeune et qualité – succès reproducteur du jeune (pour chacun des sexes), les mères de bonne qualité devraient produire davantage de filles. Selon Hewison et Gaillard (1999), cette hypothèse peut être vue comme une extension de l'HFA, qu'ils proposent de nommer l'« hypothèse de la matrilignée avantagée » (HMA).

Ainsi, l'importance relative des différents modèles au sein des primates (Hiraiwa-Hasegawa, 1993) comme des ongulés (Hewison & Gaillard, 1999) n'est pas aisée à déterminer. Avant de considérer plus en détail le cas des ongulés, il me semble important d'aller encore plus loin dans la démonstration de la complémentarité entre les différents modèles proposés et par là même poursuivre la critique d'une vision « catalogue » et simpliste qui consisterait à attribuer, cette fois-ci non plus à un groupe mais à une espèce donnée, un

modèle donné. C'est dans cette perspective que le cas des primates me semble fortement pédagogique. En effet, les conditions d'application de différents modèles peuvent coexister clairement au sein d'une même espèce, et leur importance relative varier en fonction des conditions environnementales. Dans cette perspective, l'étude de Van Shaik and Hrdy (1991) apparaît tout à fait intéressante. Ces auteurs utilisent le taux annuel d'accroissement comme mesure de la compétition pour les ressources locales. Lorsque la compétition est forte, les pressions de sélection décrites dans le cadre de l'hypothèse de Silk et de l'HFA sont intenses : les femelles subordonnées évitent la production de filles qu'il serait extrêmement coûteux de défendre et produisent donc des fils se dispersant alors que les femelles dominantes favorisent la naissance de filles qui hériteront de leur rang social, un atout particulièrement avantageux dans ces conditions d'intense compétition. En revanche, lorsque le milieu est plus profitable, c'est le MTW *sensu stricto* qui intervient. Les femelles dominantes optent alors pour des fils dans lesquels elles pourront investir et ainsi augmenter fortement leur compétitivité, alors que les femelles dominées évitent la production de fils dont le succès reproducteur serait faible alors qu'elles peuvent se permettre de supporter la présence de filles, dont la naissance serait la « moins pire » des options. Si ce raisonnement a pu être critiqué en raison d'une part du paramètre utilisé pour estimer la compétition pour les ressources locales et d'autre part de sa vision encore trop « compartimentaliste » des différents modèles considérés (Dittus, 1998), il représente sans conteste une grande avancée vers une approche plus juste de ces phénomènes.

L'objectif des deux prochains paragraphes est de considérer plus spécifiquement le cas des ongulés. Il n'est toutefois encore pas question ici de se limiter à un « jeu des familles », visant à associer à chaque modèle un ensemble d'espèces le vérifiant. Il s'agit plutôt de tenter de montrer toute la complexité inhérente à ces problématiques.

Ce n'est certainement pas par hasard si Trivers & Willard (1973) ont choisi un ongulé pour illustrer leur modèle. Pour le grand public, et à juste titre (Alexander et al., 1979), les ongulés sont souvent perçus comme des animaux montrant un dimorphisme sexuel important, aussi bien en terme de masse corporelle que d'organes sexuels secondaires, et une forte polygynie. Il ne faut cependant pas oublier que le MTW n'est attendu que conditionnellement à la vérification de trois présupposés bien précis, précédemment cités de façon très générale dans un souci d'applicabilité aux autres modèles, mais qu'il convient de rappeler ici de la

manière dont ils sont énoncés dans l'article original : (1) existence d'une relation positive entre les qualités phénotypiques de la mère et celle du jeune à la fin de la période d'investissement maternel, (2) cette qualité du jeune doit perdurer jusqu'au moment de la reproduction, et enfin (3) la qualité phénotypique doit influencer davantage le succès reproducteur des mâles que celui des femelles. Seules quatre espèces d'ongulés sont habituellement reconnues pour valider ces trois hypothèses du MTW *sensu stricto* (Hewison & Gaillard, 1999). Cela peut donc en partie expliquer la grande hétérogénéité des résultats issus d'études visant à tester la prédiction de ce modèle que ce soit au niveau d'un biais de l'investissement ou de la sex ratio *per se* : certaines d'entre elles concernaient des espèces qui ne vérifiaient pas les présupposés requis (Wauters et al., 1995), ou pour lesquelles aucune information à ce sujet n'était disponible (comme discuté dans Hewison & Gaillard, 1999). Si cette constatation peut certainement en partie expliquer cette hétérogénéité, il est cependant important de mentionner que les études portant sur des espèces vérifiant les présupposés révèlent également des résultats parfois contradictoires (par exemple, Skogland, 1986, Kojola & Eloranta, 1989 pour *Rangifer*), mettant de ce fait certainement à jour le rôle fondamental des caractéristiques de l'environnement dans ces patrons de variation (Kruuk et al., 1999; Post et al., 1999). Il a également été suggéré que, si la théorie d'un investissement différentiel était séduisante, il se pouvait qu'elle ne se limite dans les faits qu'aux espèces pouvant produire un supplément d'investissement en faveur des mâles, c'est à dire aux espèces aux soins maternels relativement faibles (Byers & Moodie, 1990; Byers & Hogg, 1995). Bien que Pélabon et al. (1995) aient montré qu'aucune relation n'existait au niveau interspécifique entre le niveau de l'investissement maternel et le biais de cet investissement, l'existence d'une telle contrainte au niveau intraspécifique n'est pas exclue. Certains auteurs avancent également l'hypothèse que les résultats montrant une déviation de la sexe ratio pourraient représenter les 5% de cas où l'hypothèse nulle a été rejetée à tort (Festa-Bianchet, 1996; Palmer, 2000), dans la mesure où il est facile d'obtenir et d'analyser ce genre de données, et qu'un résultat significatif est généralement plus facile à publier. Ceci dit, s'il peut sembler difficile de concevoir que l'ensemble des résultats significatifs résultent d'un biais de publication et non de la vérification d'un des modèles adaptatifs, l'« hypothèse des 5% » permet certainement de relativiser l'étendue de ces phénomènes dans la nature.

Particulièrement dans ces cas où l'on s'intéresse à des modèles verbaux, il est fondamental de se demander si l'on est bien en train de tester ce que l'on *veut* tester, et non ce que l'on *peut* tester. Dans le cas du MTW, la menace d'une conclusion erronée plane aux deux niveaux de prédiction : celui de l'investissement différentiel et celui de l'ajustement de la sex ratio *per se*. Ainsi, existe-t-il des espèces chez lesquelles les jeunes mâles montrent un gain de masse supérieur à celui des jeunes femelles sans que cela soit le fait d'un investissement supérieur de la mère, autrement dit sans que la mère ne souffre de coûts supplémentaires (Green & Rothstein, 1991; Birgersson et al., 1998). Cependant, il est clair que la majorité des études s'intéressant à l'investissement maternel chez les espèces fortement dimorphiques révèlent que le coût d'élevage est supérieur dans le cas des jeunes mâles (Festa-Bianchet, 1989; Clutton-Brock, 1991; Bérubé et al., 1996; Birgersson, 1998a). Mais ces résultats suffisent-ils à conclure que les femelles « choisissent » le sexe dans lequel investir et permettent-ils donc de valider la prédiction du MTW ? On pourrait en effet envisager que cet investissement différentiel résulte davantage d'une attitude sexe – dépendante du jeune, les jeunes mâles sollicitant plus âprement leur mère compte tenu de leurs besoins énergétiques supérieurs (Clutton-Brock, 1991). En d'autres termes, la question est de savoir si un tel phénomène traduit originellement une adaptation du jeune ou de la mère. Je pense qu'on peut aller encore plus loin dans les mises en garde. Aura-t-on réellement démontré la prédiction du MTW si l'on prouve une discrimination maternelle en faveur des fils ? Tout dépend de l'échelle de l'analyse. Le MTW prédit un investissement différentiel des mères *en fonction de leur capacité d'investissement* : il ne prévoit pas que l'ensemble des mères investissent davantage dans leur jeune lorsqu'il est de sexe mâle. Autrement dit, démontrer la prédiction du MTW requiert une analyse longitudinale d'individus de condition variable et aux jeunes des deux sexes. Trop peu d'études sont dans ce cas. Parmi ces rares études, Cameron & Linklater (2000) ont ainsi montré que la production d'un poulain mâle était plus coûteuse pour une mère en bonne condition, mais moins coûteuse que celle d'un poulain femelle pour les mères en mauvaise condition. Réalisée préalablement au niveau de la population, l'analyse ne révélait pas de « coût à la production d'un mâle ». Cette étude présente en outre l'intérêt d'aborder la question dérangement, et donc souvent délibérément délaissée, de l'investissement préférentiel de la part des mères de mauvaise condition relative en faveur des filles. Cette question est abordée d'un point de vu théorique dans deux publications faisant suite à cette étude (Cameron & Linklater, 2002; Carranza, 2002). Le troisième intérêt de cette

étude réside dans la démonstration que cet investissement différentiel est bien issu d'une discrimination de la part de la mère, qui interrompt en particulier les tétées plus fréquemment avec le sexe défavorisé.

Autrement dit, un gain de masse ou un poids supérieur des jeunes mâles ne démontre pas un coût supplémentaire pour la mère et un coût supplémentaire pour la mère ne démontre pas une discrimination de sa part. De plus, l'absence d'un coût à la production d'un mâle à l'échelle de la population ne démontre pas l'absence d'effet du MTW de même qu'une discrimination globale des mères en faveur de leur jeune mâle ne prouve pas son existence.

Au niveau de la prédiction du MTW concernant un ajustement de la sexe ratio *per se*, le risque vient principalement de la mesure de condition utilisée. Il est fondamental de garder à l'esprit qu'il doit s'agir d'une mesure de condition *relative*. Trop d'études tentent de tester ce modèle à l'aide de données inadaptées, simplement dans la mesure où ce sont les seules dont les auteurs disposent. Ces études ne traitent pas du modèle qu'elles prétendent pourtant considérer. Je reviendrai largement sur ce problème dans le cadre du second chapitre de ce travail. D'un point de vue davantage théorique, je reviendrai également sur le fait qu'il me semble fondamental de garder à l'esprit que tout biais de la sex ratio n'est pas forcément adaptatif, mais peut résulter par exemple d'une sensibilité sexe – dépendante des fœtus aux conditions environnementales (Mison-Jooste, 1999) et enfin, que la prédiction de la déviation de la sex ratio concerne l'individu, et ne prédit rien au niveau de la population.

L'espèce chez laquelle le MTW *sensu stricto* a été le plus clairement montré est sans aucun doute le cerf. Non seulement les trois présupposés (Clutton-Brock et al., 1986), mais aussi la prédiction du MTW (Kruuk et al., 1999) ont été validés chez cette espèce. A faible densité, les femelles dominantes produisent effectivement davantage de fils que de filles, compte tenu de leur influence sur la condition physique de leurs enfants et de la plus grande fructification de cet investissement par les fils. Cela dit, compte tenu du fait que les mères transmettent leur rang à leurs filles (Clutton-Brock et al., 1986) et que le rang exerce une influence considérable en terme d'efficacité d'alimentation (Thouless, 1990) et donc *in fine* de résistance face à des dégradations du milieu (Clutton-Brock et al., 1984b; Blanc & Thériez, 1998) et de succès reproducteur (Clutton-Brock et al., 1984a; Clutton-Brock et al., 1986), on peut s'interroger à juste titre sur le fait que ce soit le MTW et non l'HFA / HMA qui soit à l'œuvre chez cette espèce (Maynard-Smith, 1980). Hewison & Gaillard (1999), suivant

Leimar (1996), proposent cependant dans le cas du cerf que la corrélation entre la qualité (ici le rang) de la mère et celle de la fille puisse être insuffisante. Cependant, le rang n'est pas la seule transmission de la mère vers la fille : cette dernière « hérite » également du domaine vital de sa mère, qu'elles partagent, alors que les mâles se dispersent (Clutton-Brock et al., 1982a). Ainsi, non seulement la corrélation « qualité » (terme pris dans sa globalité, incluant domaine vital et statut social) de la mère – « qualité » de la fille n'est peut-être pas si faible qu'elle ne paraît, mais surtout, l'effet de cet héritage peut lui-même varier en fonction des conditions environnementales, et devenir important en cas de forte densité (Clutton-Brock et al., 1983; Clutton-Brock et al., 1984b). Or, à forte densité, les femelles dominantes produisent une sexe ratio équilibrée, et non plus biaisée en faveur des mâles comme c'est le cas dans des conditions plus favorables (Kruuk et al., 1999). Ceci peut paraître surprenant : compte tenu du fait que le groupe d'individus apparentés souffre d'une augmentation du recrutement, comme en témoigne la baisse de son succès reproducteur (Clutton-Brock et al., 1983; Coulson et al., 1997; Conradt et al., 1999), les femelles n'auraient-elles pas avantage à produire davantage du sexe se dispersant, c'est-à-dire les mâles ? L'explication généralement avancée est celle d'un coût et d'une vulnérabilité supérieure pour les fils (Clutton-Brock et al., 1985), auquel les femelles, même dominantes ne pourraient se permettre de faire face ; cela résultant en avortements (adaptatifs ou non ?) des fœtus mâles (Kruuk et al., 1999). Cela dit, le fait que les mères avortent apparemment moins de fœtus filles que de fœtus fils malgré l'investissement post-sevrage que représente la naissance de celles-ci, en particulier dans ces conditions défavorables, pourrait suggérer que s'il peut effectivement être trop *coûteux de produire un fils*, il peut également devenir *avantageux de produire une fille* pour une femelle dominante compte tenu des éléments précédemment exposés. Autrement dit, ce schéma pourrait rappeler celui décrit plus haut dans le cadre de l'article de Van Shaik & Hrdy (1991) : les pressions de sélection changeant avec le milieu, différents modèles de variation adaptative de la sexe ratio peuvent coexister chez une même espèce. Reste évidemment que l'assimilation immédiate du cerf au MTW peut paraître légitime, et que cette espèce, en dépit des relations privilégiées mères – filles, est loin de constituer un exemple de l'HMA chez les ongulés. Selon Hewison & Gaillard (1999), le pronghorn (*Antilocapra americana*) pourrait en revanche rassembler les caractéristiques requises pour qu'une telle hypothèse ait un rôle.

L'exemple du cerf présente l'avantage de souligner le rôle des conditions environnementales et de l'organisation sociale dans l'adéquation entre une population et un

modèle théorique. Si ces deux paramètres font en effet partie intégrante des modèles de Silk ou de la LRC, leur importance est trop souvent sous-estimée dans le cadre du MTW. La section **IIa** aura comme vocation de proposer une extension au MTW accordant à l'existence d'une hiérarchie forte entre femelles une place prépondérante : selon cette théorie, le MTW, loin d'être un simple sous-produit de l'existence d'une polygynie et d'un dimorphisme sexuel, requiert donc pour s'appliquer une organisation sociale très particulière et des conditions environnementales bien précises. Il sera en outre important de garder à l'esprit lors de la lecture de cet article que le raisonnement qui y est proposé se borne au cas des pressions de sélection invoquées dans le cas du MTW *sensu stricto*. Il n'est cependant pas exclu que d'autres paramètres aient également une importance dans la détermination du sexe « optimal » à produire, en particulier la transmission de « qualités » de la mère à la fille, y compris chez le bighorn où la principale « qualité » généralement invoquée dans ces perspectives, le rang social, a probablement un effet négligeable.

Comme mentionné en début de paragraphe précédent, toutes les espèces d'ongulés ne satisfont pas aux présupposés du MTW. Ajuster la sexe ratio de sa descendance peut-il être tout de même avantageux dans le cas des femelles appartenant à ces espèces ? Le cas du pronghorn permet de répondre sans hésitation par l'affirmative. Ceci dit, l'application de l'HMA requiert également des caractéristiques bien particulières de l'espèce. Qu'en est-il de l'hypothèse de Silk pour les ongulés ? Peut-être parce que Silk (1983) proposa son hypothèse après celle de Clark (1978), et la présenta comme une extension de celle-ci, le rôle de la LRC, disons « originale », me paraît trop souvent sous-estimé. Je ne pense pas que l'hypothèse de Silk soit l'équivalent de la LRC au niveau individuel. En particulier, le modèle de Silk me paraît beaucoup moins plausible que la LRC dans le cas des ongulés. Au sens strict, Silk accorde en effet une place très importante à la capacité de protection des filles par leur mère : incapable de défendre ces dernières, les femelles subordonnées produisent plus de fils. En revanche, les femelles dominantes ont un fort intérêt à produire des filles qui, en plus d'être défendues, hériteront du rang de leur mère (le modèle de Silk, proche de la LRC, rejoint en plus ici l'HFA). Il est peu probable que ce genre de relations sociales concernent les ongulés : il pourrait donc y avoir carence d'une hypothèse proche à la fois de la LRC et de l'HFA dans leur cas, excepté bien entendu si on leur adapte l'hypothèse de Silk en faisant abstraction de sa principale caractéristique. Le cas échéant, une telle précision me semble fondamentale. Si

la pression de sélection prépondérante est la transmission de la qualité de la mère vers la fille, on parlera de HFA, alors que si la compétition pour les ressources locales est intense, on parlera de LRC.

Il est cependant important de garder à l'esprit que si l'HFA s'intéresse à un biais de la sexe ratio au niveau de l'individu, la LRC est originellement associée à celui de la population. Pour être plus juste et plus proche de l'idée originale cependant, il conviendrait de dire que la LRC permet de prédire un biais de la sexe ratio au niveau *d'un groupe d'individus apparentés* (Clark, 1978). Dans ce cas, la prédiction de la LRC concerne bien les individus du groupe, et pourrait être énoncée ainsi : dans le cas où l'unité de base est constituée des femelles philopatriques apparentées, il est dans l'intérêt du groupe, et donc de chaque individu le constituant, que les femelles produisent davantage de fils quand la qualité du domaine vital diminue. Un cas où la LRC pourrait s'appliquer parmi les ongulés est celui du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), qui répond à ces présupposés : alors que les mâles se dispersent avant 1 an, les femelles restent, et donc s'alimentent, là où elles sont nées en moyenne encore deux ans et demi après le sevrage (Verme, 1983), représentant un coût sur le long terme pour leur mère. De façon cohérente avec la LRC, il a été montré que les femelles évoluant sur des domaines vitaux pauvres produisaient effectivement un surplus de fils (Verme, 1983). Le cas du chevreuil européen, équivalent écologique de l'espèce précédente, est un peu plus complexe dans la mesure où, même si un biais de sex ratio rappelant la LRC a été rapporté (Hewison & Gaillard, 1996), il n'est pas rare que les deux sexes se dispersent chez cette espèce (Linnell et al., 1998). En revanche, il me paraît clair qu'une telle hypothèse est plus qu'improbable dans le cas des espèces grégaires, telles le bighorn ou le bison (*Bison sp.*), chez lesquelles la vérification d'un tel modèle invoquerait la sélection de groupe.

Le sujet de la variation adaptative de la sexe ratio est aussi délicat à appréhender d'un point de vu théorique que stimulant d'un point de vu intellectuel. L'objectif de cette deuxième partie de l'introduction était de fournir au lecteur les connaissances de base nécessaires à la compréhension du second chapitre de ce travail ainsi que, conjointement avec celui-ci, de proposer que, malgré les avancées théoriques réalisées au cours des 30 dernières années et les résultats d'études à long terme publiés récemment, on reste encore loin de l'état d'esprit de Williams (1966) qui « would regard the problem of sex-ratio as solved ».

MATERIEL ET METHODES

5 h 45. L'excitation de ce qui nous attend peut-être me dispense de la sonnerie du réveil: une de nos premières captures seuls, sans Marco ni Jon, repartis après nous avoir montré l'art du travail à Ram Mountain. L'espoir d'une capture rien que pour Achaz, Mike et moi, l'équipe 1999. J'ouvre mon sac de couchage : la température de ce matin de juin me rappelle rapidement que je suis en montagne. Je positionne le chauffage au propane sur "on": le seul bruit de la combustion confère déjà à la pièce une atmosphère chaleureuse. Du bout du pied, je pousse un trépied mal rangé de la veille et grimpe sur le lit superposé d'où on peut apercevoir le piège à mouflons que je suis chargé de surveiller ce matin. Il s'agit d'un enclos circulaire d'environ 8 m de diamètre, avec des murs hauts d'environ 3,5 m pour décourager les mouflons qui pourraient avoir la mauvaise idée d'essayer de s'enfuir par la voie des airs. Mike et Achaz dorment. Le jour n'est pas encore levé. Même une attention extrême et le contrôle de ma respiration ne permettent pas de déceler le moindre bruit. Moment privilégié. Savouré. Mes jumelles à portée de main, la liste des mouflons à capturer sous les yeux, j'attends. Depuis le début de ce suivi, en 1972, et à raison de 4 mois par an, de fin mai à fin septembre, je calcule combien de paires d'yeux anxieux ont pu scruter à travers ce carreau embué.

Alors que le ciel rosé annonce l'apparition prochaine du soleil, un mouvement lent, régulier s'amorce à gauche de la cabane : la profonde contemplation cède instantanément la place à l'excitation la plus totale. Habités de génération en génération à ce sel qui nous sert à appâter le piège, les mouflons sont à nouveau au rendez-vous ce matin. J'en compte tout d'abord deux. Deux femelles, facilement reconnaissables même pour un néophyte et dans la pénombre grâce à leur marquage : depuis 1976, plus de 90% des individus de plus d'un an sont équipés d'un collier s'il s'agit de femelle, et de boucles aux oreilles dans le cas des mâles. L'ensemble des femelles adultes est marqué depuis 1976. Ces deux femelles intrépides sont bientôt rejointes par deux autres individus, dont un jeune mâle. Chez cette espèce, les sexes exploitent des habitats distincts pendant la majeure partie de l'année, et seuls les mâles de moins de 4 ans coexistent avec les femelles. Alors que la première femelle s'apprête à poser sa deuxième patte dans le piège, un bruit sourd, qui s'avère vite être une cavalcade, précède l'arrivée de cinq, dix et bientôt une vingtaine de mouflons ! J'identifie avec certitude quelques mouflons non encore capturés cet été ; d'autres sont moins facilement reconnaissables, même équipé de jumelles : je ne suis pas encore familier avec les symboles des colliers, et les couleurs des boucles ne sont pas toujours faciles à différencier.

L'excitation, parfois mêlée d'angoisse, me serre la gorge: la corde à la main, je suis prêt à tout instant à déclencher la fermeture du piège à distance. Soudain, au milieu de toutes ces pattes, de toutes ces bêtes qui entrent dans le piège, en sortent, échangent des coups de cornes, avant d'y entrer à nouveau, une masse plus petite, plus agile et plus rapide trahit de façon claire la présence d'un agneau dans le groupe. Les passages du protocole écrit, lu quelques semaines auparavant, défilent alors dans mon esprit : notre priorité, et donc la mienne ce matin, est la capture des agneaux. Concentré sur lui, j'attends qu'il daigne entrer dans le piège. Près de 35 minutes se sont écoulées depuis l'arrivée des deux premières femelles. L'agneau semble bien plus intéressé à jouer tantôt avec un jeune d'un an à l'extérieur du piège, tantôt avec une barre de fer laissée à terre, que d'aller goûter son premier sel. Le moment optimal se présente : l'agneau est dans le piège, une quinzaine de femelles importantes à capturer sont avec lui, et aucun animal ne risque d'être blessé lors de la chute de la lourde porte. La décision est prise: je tire la corde sèchement. Les mouflons restés à l'extérieur du piège s'enfuient précipitamment sur quelques dizaines de mètres, puis s'arrêtent, certainement bien plus habitués que moi au bruit de la fermeture, qui n'a d'ailleurs pas manqué de réveiller mes deux compagnons de terrain. Environ 25 mouflons sont capturés. Jusqu'à 43 peuvent être pris simultanément. Un café vite avalé, des bottes et une combinaison de travail enfilées, et nous voilà fin prêts pour notre première capture en solo. Les captures dans le piège se passent bien. Je crois que nous trois aimons ces face à face avec l'animal, ce contact avec les cornes, les pattes et ... la boue.

Une fois l'animal capturé par les cornes, un bandeau lui est positionné sur les yeux, ce qui le calme instantanément. Il s'agit ensuite de le mettre à terre. Cela nécessite de 1 seconde à plusieurs dizaines de minutes. L'animal est ensuite tiré hors du piège, trois pattes attachées. Les prises de mesures peuvent commencer. Elles peuvent concerner jusqu'à près de 400 mouflons chaque été, ce chiffre dépendant bien entendu de la densité de la population. Dans la suite de ce travail, on entendra par "densité" le nombre de femelles adultes de la population. Elle fut maintenue basse de 1973 à 1983 par l'intermédiaire de prélèvements d'une moyenne de 34 femelles, puis elle atteint sa valeur maximale avec 104 femelles adultes en 1992, avant de diminuer jusqu'à 36 en 2000, suivant en particulier l'arrivée dans la zone d'étude d'un couguar montrant un manque de respect total pour les études à long terme.

Deux d'entre nous s'occupent du mouflon, le troisième prend en notes les mesures. Il est de tradition de commencer par la pesée. L'animal est suspendu en l'air dans un filet. La

précision de la balance est de 250 g. Dans la mesure où la plupart des femelles est capturé de deux à cinq fois par saison (certaines seraient capturées plus souvent, mais nous observons un intervalle de 3 semaines minimum entre deux captures), ces poids permettent de calculer leur gain de masse estival. La section **Ia** aura comme objectif d'étudier le rôle de la variabilité de la qualité de la végétation estivale dans celle de ce paramètre. La section **IIa** est également basée sur ces mesures de poids qui nous ont permis de calculer des indices de condition maternelle.

Les mesures des cornes suivent : la longueur totale, l'accroissement annuel et la circonférence à la base. On ajuste ensuite le collier, et on estime le pourcentage du corps recouvert par des poils d'été. Cette mesure donne une idée de la condition de l'individu. Il est ainsi intéressant de noter une tendance (appréciée certes simplement à vue d'œil) assez marquée pour les femelles allaitantes à muer plus tardivement que les autres : à creuser ! Vient ensuite le moment de vérifier l'état des mamelles. La femelle peut (1) être lactante, et c'est du lait qui est alors extrait des mamelles ; (2) être gestante (ou venir juste de mettre bas), et c'est du colostrum qui en est extrait ; (3) être sèche, et les pis sont vides et peu développés ; ou encore (4) avoir perdu son jeune, et sécréter dans ce cas du lait translucide ou ne plus rien sécréter en fonction de la durée qui s'est écoulée depuis la perte.

Pendant qu'Achaz et Mike s'occupent de l'empreinte dentaire, je m'équipe pour le prélèvement des fèces. Mes deux camarades n'oublient en effet jamais, lorsque le moment est venu, de me rappeler qu'il s'agit là de mon sujet de thèse, et qu'il me revient donc l'agréable tâche de m'y coller... Une fois prélevées, les fèces sont placées dans des sacs en papier qui leur permettent de sécher une quinzaine de jours. Les précisions de la méthode de collecte sont détaillées dans le cadre de la section **Ia**.

Une fois les mesures prises et les prélèvements effectués, l'animal est relâché. Les manipulations suivent le même protocole pour tous les animaux. Un prélèvement d'ADN le complète dans le cas des agneaux. La plupart des années, plus de 80% des agneaux qui survivent au moins quelques semaines sont marqués. Nous mesurons également la circonférence de la poitrine et la longueur de la patte arrière dans leur cas, afin de contrôler leur croissance estivale. Nous n'oublions pas de mentionner leur sexe. Les agneaux sont marqués à l'aide de rubans colorés, que l'on fixe par de petites boucles d'aluminium que l'animal gardera toute sa vie.

Le dernier animal relâché, nous nous regardons, souriants, contents du déroulement de cette opération et de ce que l'on imagine constituer notre quotidien pour les 4 mois à venir. Epuisés aussi !

10 h 30. Le temps est venu de partir sur le terrain. Les sandwiches, vite préparés, rejoignent les lunettes, les gourdes et les carnets de terrain dans les sacs à dos. En route! Il s'agit cette fois de repérer les groupes d'individus et de les identifier. Le terrain, qui s'étend de 1700 à 2200 m d'altitude est rocailleux, avec un minimum de végétation et sans eau. Les mouflons utilisent environ 40 km² de cet îlot alpin entouré de forêt boréale, situé à 30 km à l'est des Rocheuses (52° N, 115° W). Le climat est imprévisible. Des tempêtes de neige peuvent avoir lieu chaque mois de l'année, alors que plusieurs semaines peuvent se passer sans la moindre averse, ce qui explique que la gestion de l'eau soit un paramètre de toute première importance dans notre petit campement.

Un groupe en vue ! Discrètement, nous nous approchons à une distance suffisante pour pouvoir les identifier à l'aide de la lunette, sans les déranger. Nous apprendrons rapidement qu'une distance de 30 à 100 m est une limite bien tolérable pour les femelles, qui sont apparemment assez habituées à ce genre de manœuvres. Il est nécessaire d'être plus discrets lors de l'approche d'un groupe de mâles. Chassés dans cette zone, ils sont en effet plus craintifs. Ils exploitent généralement des zones plus éloignées, et leurs déplacements quotidiens peuvent être longs et nombreux. Certains d'entre eux sont équipés d'un collier émetteur, ce qui constitue souvent une aide de toute première importance lorsqu'il s'agit de les localiser afin par exemple de ramasser des fèces.

Un des objectifs du travail sur le terrain est aussi de repérer les sites de mise-bas. Un repérage régulier nous permettra de déterminer les dates de naissance avec d'autant plus de précision. En outre, l'unique moyen d'identifier avec certitude un couple mère – jeune est l'observation d'une tétée (plus de 10 s si possible, une allo-tétée étant toujours possible). Les associations observées dans le piège n'ont en effet aucune valeur. Cette identification des couples est de toute première importance dans des considérations de l'ordre de celles reportées dans les sections **IIa** et **IIb**.

La lunette vite assemblée, deux d'entre nous identifient les individus pendant que le troisième prend en note. La durée requise pour l'identification d'un groupe est extrêmement variable. En fonction des conditions météorologiques et des individus présents dans le groupe,

on peut ensuite choisir de rester sur place et les observer (section **Ib**), ou poursuivre sa route jusqu'à la découverte d'un autre groupe. Presque inutile de mentionner notre choix d'aujourd'hui : tous les trois avons une telle soif de découvrir ce qui sera notre univers pendant les 4 prochains mois que la décision de poursuivre nous apparaît bien vite évidente.

Pause déjeuner. Cerf de virginie. Marmottes. L'après midi est rythmé par les identifications de nouveaux individus, par les premières chutes dans les pierriers hors sentiers et par les barres de céréales au beurre de cacahuètes.

18h00. Retour au camp, les yeux comblés et les pieds meurtris. L'un de nous commence le dîner tandis que les autres se collent au fameux "paper work" : remplir le cahier d'observations (qui a-t-on vu aujourd'hui ? Où ? Quand?...) et les fiches de captures. Steaks au BBQ. Bob Dylan. Verre de Scotch. Sacs de couchage.

Une journée à Ram.

CHAPITRE I :

*Limiter les risques ou coûts
potentiellement associés à
chaque événement de reproduction : un
investissement sur le long terme*

Section Ia :

Fecal crude protein in bighorn sheep : an indicator of population performance ?

Pierrick Blanchard, Marco Festa-Bianchet, Jean-Michel Gaillard and
Jon T. Jorgenson

L'objectif de cet article est l'élaboration d'un indice de la qualité du régime alimentaire estival ainsi que l'évaluation de sa pertinence en tant qu'indicateur de la performance démographique de la population de mouflons de Ram Mountain. Une ouverture interspécifique est bien entendu également recherchée. Dans le contexte de cette thèse, cet article permettra en outre d'avancer dans la compréhension de l'effet de la variabilité de la qualité de l'habitat sur les tactiques de prise de poids chez les femelles en fonction de leur statut reproducteur. L'originalité de ce travail réside en premier lieu dans l'**unique base de données** sur laquelle il s'appuie : non seulement les paramètres démographiques et morphologiques mais aussi des mesures d'azote fécales sont présentées sur 23 années. Ce travail trouve également son originalité dans la **construction des indices** de qualité du régime alimentaire. La contribution du doctorant à ce premier article est centrale.

Abstract

Assessing the reliability of fecal indices as tools to monitor wild ungulate populations requires a test *in natura* based on a long-term data set. Here we analyze 21 years of monitoring of a bighorn sheep (*Ovis canadensis*) population to determine whether fecal crude protein (FCP), which we expected to reflect diet quality, can be used to track population performance over the long term. We considered three measures of FCP : its maximum value each spring (FCP peak), the date of the peak, and the area under the curve relating julian date to FCP content over the summer (CP-days). We first determined the sources of variation in these 3 measures. A key result was that population density had a strong negative effect on CP-days, whereas summer precipitation was positively correlated with it, as expected given that diet quality should decline with density and improve with precipitation. Because most sheep were recaptured every year, we assessed population performance by determining individual summer mass gain. Therefore, we examined the statistical relationships between population performance, FCP peak and CP-days. The value of the FCP spring peak was not correlated with summer mass gain for any sex-age class, but the number of CP-days was positively correlated with the summer mass gain of non-lactating females and of yearlings. Together with previous work on this population, these results suggest that FCP is a useful index of population performance over the long term.

A central concern in wildlife management is the assessment of how changes in density affect a population's performance. It is often difficult (Gaillard, 1988; Gaillard et al., 2001) and costly to directly monitor population size. Even when an effective census method is available, the relationship between population density and carrying capacity is difficult to determine, because of possible time lags, interactive effects of density and weather, and non-linear relationships between density and recruitment (Fowler, 1987; Saether, 1997; Gaillard et al., 1998; Gaillard et al., 2000b). Consequently, managers have used various indices to monitor individual condition, including measurements of body mass (Maillard et al., 1989; Gaillard et al., 1996), various blood parameters, several measures of fat content and other physiological measurements (Ozoga & Verme, 1978; Swihart et al., 1998). Many of these indices, however, are unpractical or unethical, because they require the capture or the killing of animals. In addition, body mass may be subject to time lags and not reflect current habitat condition (Sams et al., 1998).

Although ungulate population dynamics are often correlated with changes in density and weather (Saether, 1997; Gaillard et al., 1998), both of these factors are usually thought to affect fitness through their effects on food resources. Dietary improvements can have a positive influence on reproductive parameters such as pregnancy rates (Robinson, 1996; Cook et al., 2001), size and viability of newborns (Saether & Heime, 1993; Robinson, 1996), milk yield (Hudson & Adamczewski, 1990), and other demographic parameters (White, 1983; Bassano & Mussa, 1998). An index of nutritional status would therefore be a useful tool to monitor ungulate populations. Because fecal samples are easy to obtain and may reflect food quality, considerable attention has been devoted to potential fecal indices of nutritional status, such as fecal crude protein (FCP). Fecal crude protein has often been calibrated in trials at the individual level (Hebert, 1973; Brown et al., 1995; Boval et al., 1996; Hodgman et al., 1996), and has been commonly used to assess seasonal variation in food quality (Leslie & Starkey, 1985). Brown et al. (1995), however, pointed out that further studies exploring the relationship between fecal indices and population parameters are "essential to validating indices as management tools". Some studies have examined the relationship between mass gain and FCP in captive animals (Gates & Hudson, 1981; Holechek et al., 1982), while others have measured the correlation between population density and FCP (Sams et al., 1998; Asada & Ochiai, 1999). Very few studies, however, have tested the reliability of FCP as an indicator of performance over several years for one population (but see Kucera (1997)). Here we

analyze the results of 21 years of monitoring FCP in a marked bighorn sheep population to assess whether this parameter can be used to track population performance over the long term. We expected that both density and weather would affect year-to-year variation in FCP. Because most of the individuals in this population were recaptured every year (Festa-Bianchet et al., 1996), we compared population performance, measured by summer mass gain, with various measures of FCP, to assess its reliability as an indicator of population performance.

Methods

Study Area and Captures

We studied bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta, Canada (52° N, 115° W, elevation 1,700 to 2,200 m asl), an isolated outcrop about 30 km from the main Rocky Mountain Range. Since 1971, sheep have been captured in a corral trap baited with salt, from late May to early October. Over 90% of sheep older than 1 year have been marked since 1975. Captured sheep were weighed to the nearest 250-g with a Detecto spring scale. Ewe reproductive status was determined by udder examination at capture and by observing lambs suckle from marked ewes. Further details about the study area and capture methods are in (Jorgenson et al., 1993b; Festa-Bianchet et al., 1996). Data presented here were collected from 1977 to 2000.

Fecal Crude Protein as an Index of Diet Quality

For FCP to be a reliable index of diet quality, it must (1) be correlated with dietary protein content, and (2) dietary protein content must reflect food quality. (1) Numerous studies have shown a seasonal cycle of FCP dependent on vegetation phenology, with a peak during spring green-up (Seip & Bunnell, 1985; Irwin et al., 1993; Jenks et al., 1996; Kucera, 1997; Asada & Ochiai, 1999; McCullough et al., 2000). Others have shown a correlation between FCP and dietary protein content or forage digestibility (Holechek et al., 1982; Leslie & Starkey, 1985; Boval et al., 1996; Hodgman et al., 1996; Jhala, 1997). Secondary plants components such as tannins, however, may bind with dietary protein in the rumen and result in high levels of FCP that do not reflect a high diet quality (Robbins et al., 1987).

Consequently, the use of FCP as an indicator of diet quality has been criticized (Mould & Robbins, 1981; Hobbs, 1987; Robbins et al., 1987; Hanley et al., 1992). Dietary tannins may affect the usefulness of FCP as an index of dietary quality for “concentrate selector” species (Hofmann, 1989) whose digestive tract is adapted to process browse, rich in cell solubles but also in tannins. Compared to feeding trials, however, wild animals can choose their diet from a wider variety of alternative foods, and may avoid plants with high level of tannins (Larter & Gates, 1991), select plants containing tannins inhibitors (Freeland et al., 1985), or deactivate them through tannin-binding salivary proteins (Robbins et al., 1991; Fickel et al., 1999), allowing herbivores to enjoy the potential beneficial effects of tannins (Tixier et al., 1997; Hoskin et al., 2000; Verheyden-Tixier & Duncan, 2000). Recently, Osborn & Ginnett (2001) reported that in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), fecal nitrogen was strongly correlated with dietary nitrogen ($r^2 = 0.81$) and although high-tannin diets increased the amount of fecal nitrogen, the correlation between dietary nitrogen and fecal nitrogen remained strong even with tanning-rich diets. Because bighorn sheep are mostly grazers (Demment & van Soest, 1985; Hofmann, 1989), tannins should not severely affect the relationship between FCP and diet quality in this species. A strong correlation between FCP and dietary protein content has been shown several times in bighorn sheep (Hebert, 1973; Irwin et al., 1993).

(2) What is the evidence that dietary protein content reflects diet quality for herbivores ? Some studies have underlined the importance of mineral nutrition for ungulates (McNaughton, 1988; Klein & Thing, 1989; Boertje, 1990; Freeland & Choquenot, 1990; Karn, 1997) and others have suggested that energy, rather than protein content, is the limiting factor in ungulate diets (Verme & Ozoga, 1980; Meyer et al., 1984; Berteaux et al., 1998; Parker et al., 1999). Protein content, however, is consistently strongly correlated with energy content in most natural forages (Robbins, 1983) and remains a major nutritional requirement for herbivores (White, 1993). In addition, FCP has been shown to correlate with fecal or dietary content of some minerals, such as phosphorus (Leslie & Starkey, 1985; Osborn & Jenks, 1998). Therefore, dietary protein content is a reliable indice of dietary quality for herbivores, and FCP, particularly for grazers, is a reliable indice of dietary protein content.

Sample Collection and Measures of Diet Quality

Fresh and clean fecal samples were collected from sheep older than 1 year during captures or in the field. Collection dates were spaced less than 18 days apart until June 19, and less than one month apart until mid-September. From 32 to 181 fecal samples were collected each summer between May 31 to September 18. These dates were chosen to maximize the number of years that could be included in the analyses, but they also correspond approximately to the time of year during which bighorn sheep gain mass in the study area (Festa-Bianchet et al., 1996). Samples were air-dried in paper bags and total nitrogen content was determined by the Kjeldahl method (Drew, 1970). Crude protein content is calculated as nitrogen content * 6.25.

We used two annual measures of diet quality. Because many studies emphasize the role of spring nutrition on population parameters (Festa-Bianchet, 1988c; Côté & Festa-Bianchet, 2001a), we first determined the value of the peak of FCP (see below for statistical procedures) and the date of that peak each year. An earlier FCP peak should indicate an earlier onset of green-up, while the peak FCP value should be an index of vegetation quality during the spring green-up. For a more general index of nutritional quality over most of the period when bighorn sheep gain mass, we estimated the area under the curve relating julian date to FCP content from May 31 to September 18 (Fig. 1). That area represents “crude protein-days” and we will refer to it as “CP-days”. To calculate these three measures of diet quality, we used cubic spline smoothing (Shipley & Hunt, 1996), which estimated the maximum of the curve (therefore the FCP peak on the y axis and its date on the x axis) and calculated CP-days each year using Agvition software (Decagon Devices Inc., PO Box 835, Pullman Washington 99163 USA, 1990).

We didn't consider CP-days for one year when sampling began after May 31 and another year when the last collection was before September 18. The FCP peak was calculated for those 2 years but not for 5 years when FCP content was already decreasing by May 31, suggesting that the peak may have occurred before the first samples were collected. Samples collected in 1987 were excluded from all analyses because FCP values were abnormally low and had an unusual seasonal pattern compared to other years. We suspect that there were problems with the laboratory analyses of samples collected that year.

Density and Weather Data

Because population density and weather can affect vegetation quality, we expected them to influence our three measures of diet quality. We used the number of adult ewes in June to measure population density, consistently with previous studies of this population (Jorgenson et al., 1998; Ruckstuhl, 1998) and with other studies of sexually dimorphic ungulates (Kruuk et al., 1999; Côté & Festa-Bianchet, 2001b).

Weather data were collected by Environment Canada at Nordegg, about 20 km west of the study area, at 1,326 m elevation. We correlated spring weather (May 15 to June 6, total precipitation and average daily maximum temperatures) with FCP peak and the date of that peak. June 6 was the earliest FCP peak for the data included in this analysis, and it is unlikely that much vegetation growth took place on Ram Mountain before May 15. We used precipitation and temperature data over a longer interval (May 1 to July 31) to analyze weather effects on CP-days, which should be affected by vegetation quality over much of the summer.

We examined the effects of population density, temperature and precipitation on CP-days, the value of FCP peak and the date of the peak using linear or natural logarithmic regressions. Because of missing weather data, fewer years were available to analyze the effects of weather than those of population density.

Population Performance

We used the rate of summer mass gain as a measure of population performance because autumn body mass correlates with winter survival for lambs and old ewes (Festa-Bianchet et al., 1997) and with ewe reproductive success (Festa-Bianchet, 1998; Festa-Bianchet et al., 1998).

To assess the reliability of FCP as a biological indicator of “year quality”, we first examined the impact of CP-days and of the value of the FCP peak on summer mass gain of lambs and yearlings, calculated from June 5 to September 15 (Festa-Bianchet et al., 1996). We used ANCOVA models with sex as factor and CP-days or peak FCP as covariable. Because the sexes are spatially segregated and males older than 3 years are usually with adult rams (Festa-Bianchet, 1991), we then considered the impact of CP-days and peak FCP on

summer mass gain of rams aged 2 or 3 years. Older rams are rarely caught more than once a year and therefore we could not estimate their mass gain. Because most young rams were caught both when 2 and when 3 years old, we fitted ram identity as a random effect in a General Linear Mixed Model (Schall, 1991). We also used a GLMM with ewe identity as random term to analyze the effects of CP-days and peak FCP on summer mass gain of ewes 2 years of age and older. Ewe reproductive status was coded 0 for nonlactating and 1 for lactating ewes. Because summer mass gain by individual ewes was negatively correlated with mass on June 5 (Festa-Bianchet et al., 1996; Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998), we used the residuals of the regression of summer mass gain on mass on June 5 rather than absolute mass gain. All statistical analyses were performed using S plus (Venables & Ripley, 1999).

Results

Interannual Variability in Fecal Crude Protein

In 5 years, the FCP peak occurred before sample collection started (May 27 to 29). Excluding those years, the average date of FCP peak was June 15 (n=23 years). Therefore, the actual average date of the peak was before the middle of June. The latest peak occurred in 2000, on July 7.

The mean value of crude protein at the peak was 22.42% (range 19.15 to 28.17%; n=18 years, CV = 10.2%). The average CP-days was 854.6 crude protein-days (range 549.2 to 1131.1 crude protein-days ; n=21 years, CV = 18.4%).

Sources of Variation in Fecal Crude Protein

Spring precipitation delayed the FCP peak ($r^2=0.39$, n=11, P=0.03, Table 1a), suggesting that green-up was later in snowy years. Neither spring temperature nor population density affected the date of FCP peak (Table 1a), and none of these three factors affected FCP peak value (Table 1b). Population density had a strong negative impact on CP-days ($r^2=0.39$, n=20, P=0.002, Table 1c and Fig. 2). Summer precipitation was positively correlated with CP-days ($r^2=0.32$, n=12, P=0.04, Table 1c), whereas temperature had no effect (Table 1c).

Consequences of Variation in Fecal Crude Protein

The value of the FCP peak was not correlated with average summer mass gain that year for any sex-age class (Table 2a). Average mass gain by yearling females and non-lactating ewes (Fig. 3) increased with CP-days, whereas CP-days had no effect on the average summer mass gain of other sex-age classes (Table 2b).

We then tested whether CP-days affected summer mass gain using individual measures, which gives more weight to years where more animals were caught. Although the larger sample size increased the power of statistical tests, CP-days had no effect on mass gain of individual lambs ($F=0.98$, $df=1,278$, $n=281$, $P=0.32$, Table 3a). Male lambs grew faster than female lambs ($F=6.7$, $df=1,278$, $n=281$, $P=0.01$, Table 3a), but there was no interaction between CP-days and lamb sex ($F=0.07$, $df=1,278$, $n=282$, $P=0.79$, Table 3a). For yearlings, there was no interaction between sex and CP-days (Table 3b). Males gained mass faster than females ($F=13.8$, $df=1,305$, $n=308$, $P<0.001$) and CP-days was correlated with individual mass gain of yearlings when sex was accounted for ($F=14.5$, $df=1,305$, $n=308$, $P<0.001$). Yearly changes in CP-days had no effect on individual summer mass gain of 2- and 3-year-old rams (mixed model with ram identity as a random term, likelihood ratio=1.4, $df=1,4$, $n=176$, $P=0.23$, Table 4a). We found a more complex pattern for ewes (Table 4b) because of the interaction between reproductive status and CP-days (mixed model with ewe identity as a random term, likelihood ratio=11.3, $df=1,6$, $n=821$, $P<0.001$): CP-days had no effect on mass gain of lactating ewes, but it was positively correlated with gain by non-lactating ewes (Table 4b and Fig. 3).

The interaction between reproductive status and CP-days could be due to a confounding effect of ewe age, because younger ewes tend to gain more mass (Festa-Bianchet et al., 1996) and are less likely to lactate than older ones (Gallant et al., 2001). When we repeated the analysis by ewe age class, however, CP-days consistently revealed negative interactions with reproductive status, although P-values were higher because of the low power of the tests (interaction CP-days*reproductive status for 3 year-olds: $F=1.8$, $df=1,146$, $n=150$, $P=0.18$; estimate=-0.00152; for 4-year-olds: $F=3.1$, $df=1,120$, $n=124$, $P=0.08$, estimate=-0.00242; 5-year-olds: $F=2.4$, $df=1,100$, $n=104$, $P=0.12$, estimate=-0.00326; ewes 6 years of age and older (mixed model): likelihood ratio=1.38, $df=1,6$, $n=430$, $P=0.24$, estimate=-0.000411).

Discussion

Our goal was to assess FCP as a tool to track population performance over the long term. We combined a unique long-term monitoring of a marked population of bighorn sheep with two main measures of nutritional quality. Our results suggest that yearly differences in fecal crude protein over the summer reflect changes in population density and weather that affect individual nutrition. Therefore, fecal crude protein is a useful index of population performance.

Several studies of ungulates stressed the importance of vegetation quality in the spring, particularly in mountainous areas (Albon & Langvatn, 1992; Côté & Festa-Bianchet, 2001a). In our study, the number of CP-days was a much stronger correlate of summer mass gain than the FCP peak. CP-days varied considerably from year to year, partly because of changes in bighorn sheep population density and summer precipitation. In turn, high levels of fecal crude protein during summer were associated with higher mass gain by yearlings and non-lactating ewes. The yearly peak in FCP was not correlated with mass gain by any sex-age class, population density, or weather variables. In mountainous areas, where the growing season lasts only a few weeks, forage digestibility starts to decline soon after green-up (Illius, 1985; Festa-Bianchet, 1988b; Albon & Langvatn, 1992; Côté, 1998). Yearly differences in the pattern of increase and decline in vegetation quality are likely very important for ungulates in these highly seasonal environments, because small differences in plant digestibility can have a marked effect on mass gain (White, 1983). Our measure of CP-days was affected by both the peak crude protein value and subsequent changes over the summer, particularly the rate of decline in protein content, which presumably reflected the decline in diet quality over the period when most bighorns normally gain mass. Measures of vegetation quality limited to spring green-up provide valuable information on when mass gain may begin, but not necessarily on forage quality over the entire mass-accumulation season. Bighorn ewes at Ram Mountain gain mass until September, and lambs and yearlings until at least October (Festa-Bianchet et al., 1996).

The delay in FCP peak in years with heavy spring precipitation is not surprising because most spring precipitation falls as snow, and until the snow has melted the growing season cannot begin. Osborn and Jenks (1998) also reported a negative relationship between snow and FCP levels. Côté and Festa-Bianchet (2001a) reported a strong effect of FCP in

early June on mid-summer mass of mountain goat (*Oreamnos americanus*) kids, possibly because yearly variations in timing of snow melt (and therefore on timing of green-up) were greater in their study area than at Ram Mountain.

The positive correlation between summer precipitation and CP-days was also expected. Drought can affect the demography of herbivorous mammals by limiting forage availability (Frank & McNaughton, 1992). Precipitation is an important determinant of plant longevity and productivity, with water deficit enhancing senescence (Muraoka et al., 1997; Yang et al., 2001) and decreasing growth (Macklon et al., 1996; Fox et al., 1999). Precipitation can also determine the nitrogen concentration in leaves: mineral nutrients must be in solution to be taken up through the roots, and drying of the upper layers of the soil rapidly decreases nitrogen availability for plants (Lemaire & Denoix, 1987; Onillon et al., 1995).

The negative relationship with population density suggests that CP-days is a global measure of summer forage quality, integrating the effects of weather and density on food resources. As density increases, competition for high-quality forage also increases, so that the best food items are rapidly depleted and the mean diet is of poorer quality (Leader-Williams, 1980; Choquenot, 1991; Mduma et al., 1999). A negative correlation of FCP and population density has also been reported in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (Sams et al., 1998) and Sika deer (*Cervus nippon*) (Asada & Ochiai, 1999).

The mass gain of yearlings and of non-lactating ewes was correlated with CP-days, but yearly variation in CP-days had no apparent effect on mass gain by lambs, lactating ewes or young rams. During our study, population density more than tripled, providing clear evidence of resource limitation: yearling female mortality (Jorgenson et al., 1997), and age at primiparity (Jorgenson et al., 1993a) increased, while winter lamb survival (Portier et al., 1998) and horn growth in males (Jorgenson et al., 1998) declined. Among ungulates, juveniles are more sensitive to changes in environmental quality than adults (Gaillard et al., 1998 ; Gaillard et al., 2000b). In the Ram Mountain bighorn sheep population, density did not affect adult female survival (Jorgenson et al., 1997), and had a very weak effect on summer mass gain of lactating females, whereas mass gain and winter survival of lambs were strongly density-dependent (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Portier et al., 1998), suggesting that mothers favoured their own mass gain over the development of their lambs when resources were scarce (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Gaillard et al., 2000b). Therefore, the lack of

correlation between CP-days and mass gain for lactating ewes is not surprising, because lactating females may control their summer mass gain by varying the amount of maternal care. On the other hand, mass gain by non-lactating ewes increases in years with more CP-days (Fig. 3, Table 4b). Non-lactating ewes appear to benefit directly from high CP-days, while the relationship between forage quality and mass gain for lactating ewes is complicated by the conversion of a variable amount of forage protein into milk. Milk likely acts as a buffer between food quality and lamb mass gain. Parameters other than food resources may play a role in milk yield, such as stress resulting from high density (in cattle, stress can inhibit lactation (Breuer et al., 2000; Silanikove et al., 2000)). At high density, CP-days varied considerably from year to year (Fig. 2), possibly because of weather effects. Lamb mass gain, however, was more strongly correlated with density (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998) than with food quality.

The effect of CP-days on mass gain by yearlings was weak for males but very clear for females. Young females are particularly sensitive to changes in habitat quality in this population: survival of yearling females is density-dependent, while survival of yearling males is not (Jorgenson et al., 1997). Female age at first reproduction was the first demographic parameter to respond to changes in density in this population (Festa-Bianchet et al., 1995). These results are surprising because in dimorphic mammals, young males have higher metabolic requirements than young females and are usually thought to be more sensitive to environmental conditions (Clutton-Brock et al., 1985).

Management Implications

Our results suggest that FCP can be used as an index of population performance over the long term. Although the use of FCP to monitor long-term changes in nutritional condition of a population is widely accepted (Leslie & Starkey, 1987), a test *in natura* was missing. Our study was among the very few suitable for such a test, because fecal samples were collected and population performance was monitored over 21 years.

Fecal crude protein content was negatively correlated with population density, which in turn was correlated with decreased recruitment (Festa-Bianchet et al., 1995; Portier et al., 1998) and ram horn growth (Jorgenson et al., 1998). Our estimates of population size are very accurate because nearly all individuals were seen every year (estimate of capture probability

close to 1 (Jorgenson et al., 1997)). Lower FCP values corresponded to years of high population density and low precipitation, two factors that have a negative effect on population performance. Our results do not imply that FCP could be used to compare different populations (Hobbs, 1987). Long-term monitoring of fecal indices such as FCP, or possibly a combination of several indices (Brown et al., 1995), however, could help managers to assess the role of weather and density on variation in food quality and to better understand the role of that variability on population performance.

Acknowledgments

We thank B. Shipley, P. Duncan, M. Sari, G. Lemaire and F. Gastal for critical comments and discussion, and we are grateful to the many people who trapped sheep and collected fecal samples over the last 24 years. The Ram Mountain bighorn sheep research is supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Alberta Fish & Wildlife, the Université de Sherbrooke and the Rocky Mountain Elk Foundation. PB was supported by a scholarship from the French government and by the France-Québec co-supervision program.

Table 1. Sources of variation in date of peak fecal crude protein (FCP) content, peak level and total crude protein-days (CP-days, see text for details) for bighorn sheep at Ram Mountain, Alberta. 1a: effect of spring weather and density on peak date. 1b: effect of spring weather and density on peak fecal crude protein. 1c: effect of summer weather and density on CP-days. “Spring” was from May 15 to June 6; “summer” from May 31 to July 31. “Density” was the number of adult females in June of each year. Total precipitation and daily maximum average temperature were considered. The equations were obtained from linear regressions, except for the effect of density on CP-days (see Fig.2).

| | Equation | r ² | n | P value |
|------------------------------------------------------------------------|------------------------------|----------------|----|---------|
| 1a : Effect of density and weather on the date of FCP peak | | | | |
| Density | $y = 179.1 - 0.15 x$ | 0.15 | 17 | 0.12 |
| Spring temperature | $y = 182.8 - 0.98 x$ | 0.13 | 13 | 0.20 |
| Spring precipitation | $y = 161.5 + 9.3E-02 x$ | 0.39 | 11 | 0.03 |
| 1b : Effect of density and weather on the intensity of FCP peak | | | | |
| Density | $y = 23.9 - 2.9E-02 x$ | 0.08 | 17 | 0.26 |
| Spring temperature | $y = 19.1 + 0.25 x$ | 0.06 | 13 | 0.39 |
| Spring precipitation | $y = 23.1 - 6.2E-03 x$ | 0.01 | 11 | 0.76 |
| 1c : Effect of density and weather on CP-days | | | | |
| Density | $y = -226.4 \ln(x) + 1756.7$ | 0.39 | 20 | 0.002 |
| Summer temperature | $y = 1351.9 - 26.8 x$ | 0.06 | 14 | 0.37 |
| Summer precipitation | $y = 656.8 + 0.8 x$ | 0.32 | 12 | 0.04 |

Table 2. Linear regressions between two measures of food quality based on fecal crude protein content (peak fecal crude protein content [2a] and the number of crude protein-days over the summer [CP-days, see text for details] [2b]), and average summer mass gain for different age-sex classes of bighorn sheep on Ram Mountain, Alberta. “n” is the number of years included in analyses.

| Fitness parameters: | 2a : Effect of FCP peak intensity | | | 2b : Effect of CP-days | | |
|------------------------------------------------------------|------------------------------------------|---------|----|-------------------------------|---------|----|
| | r ² | P value | n | r ² | P value | n |
| Growth rate females lambs | 0.01 | 0.69 | 16 | 0.015 | 0.60 | 20 |
| Growth rate males lambs | 0.01 | 0.69 | 16 | 0.028 | 0.47 | 21 |
| Growth rate females yearlings | 0.08 | 0.27 | 16 | 0.25 | 0.02 | 21 |
| Growth rate males yearlings | 0.01 | 0.69 | 16 | 0 | 0.94 | 20 |
| Growth rate (corrected by mass in June) non lactating ewes | 0.20 | 0.1 | 15 | 0.359 | 0.005 | 20 |
| Growth rate (corrected by mass in June) lactating ewes | 0.10 | 0.24 | 16 | 0.006 | 0.74 | 21 |
| 2-3 year old males growth rate | 0.005 | 0.79 | 16 | 0 | 0.94 | 20 |

Table 3. Model selection for summer growth rate of bighorn sheep lambs (3a) and yearlings (3b) according to sex (S) and CP-days, a measure of “summer quality” based on fecal crude protein content (see text for details). A*B refers to the additive effects of factors A and B as well as the interaction A X B. CP-days was entered as a covariable, S as a bimodal factor coded as 0 for females and 1 for males.

| Model | Deviance | df | Models compared | F | P value | Estimate |
|-------------------------------------------------------------------|----------|-----|-----------------|-------|---------|----------|
| Table 3a: Model selection for lambs summer growth rate | | | | | | |
| (1) General model: GR = (CP-days)*S | 0.57277 | 277 | | | | |
| (2) : (1) – (CP-days) X S | 0.57292 | 278 | (1) and (2) | 0.07 | 0.79 | |
| (3) : (2) – (CP-days) | 0.57494 | 279 | (3) and (2) | 0.98 | 0.32 | |
| (4) : (2) - S | 0.58673 | 279 | (4) and (2) | 6.7 | 0.01 | 0.0139 |
| Selected model : GR = S | | | | | | |
| Table 3b: Model selection for yearlings summer growth rate | | | | | | |
| (1) General model: GR = (CP-days)*S | 0.66507 | 304 | | | | |
| (2) : (1) – (CP-days) X S | 0.66743 | 305 | (1) and (2) | 1.08 | 0.30 | |
| (3) : (2) – (CP-days) | 0.69915 | 306 | (3) and (2) | 14.5 | 0.0002 | 5.96E-05 |
| (4) : (2) - S | 0.69759 | 306 | (4) and (2) | 13.78 | 0.0002 | 2E-02 |
| Selected model : GR = (CP-days) + S | | | | | | |

Table 4. Model selection for the summer growth rate of bighorn sheep: 2- and 3-year-old males (4a) and adult ewes (4b), according to CP-days, a measure of “summer quality” based on fecal crude protein content, and, for ewes, reproductive status (R). R was coded as 0 for females without lambs and 1 for females with lambs. Because ewe mass gain rate decreased with body mass in early June, we used the residual of the linear regression between those two variables. Many individuals were included several times in this analysis. We therefore fitted individual sheep identity (I) as a random effect in a Generalized Linear Mixed Model.

| Model | Deviance | df | n | Models compared | L. Ratio | P value | Estimate |
|-----------------------------------------------------|----------|----|-----|-----------------|----------|---------|----------|
| 4a: Model selection for 2-3 year old males | | | | | | | |
| (1) General model: $GR = I + (CP\text{-days})$ | 387.2 | 4 | 176 | | | | |
| (2) : (1) – (CP-days) | 388.7 | 3 | | (1) and (2) | 1.4 | 0.229 | 0.00039 |
| Selected model : $GR = I$ | | | | | | | |
| 4b: Model selection for ewes summer growth | | | | | | | |
| (1) General model: $Res = I + (CP\text{-days}) * R$ | 2250.1 | 6 | 821 | | | | |
| (2) : (1) – (CP-days) X R | 2261.4 | 5 | | (1) and (2) | 11.3 | 0.0008 | -0.0009 |
| (3) : (2) – (CP-days) | | | | | | | 0.0007 |
| (4) : (2) - R | | | | | | | 0.5932 |
| Selected model : $Res = I + (CP\text{-days}) * R$ | | | | | | | |

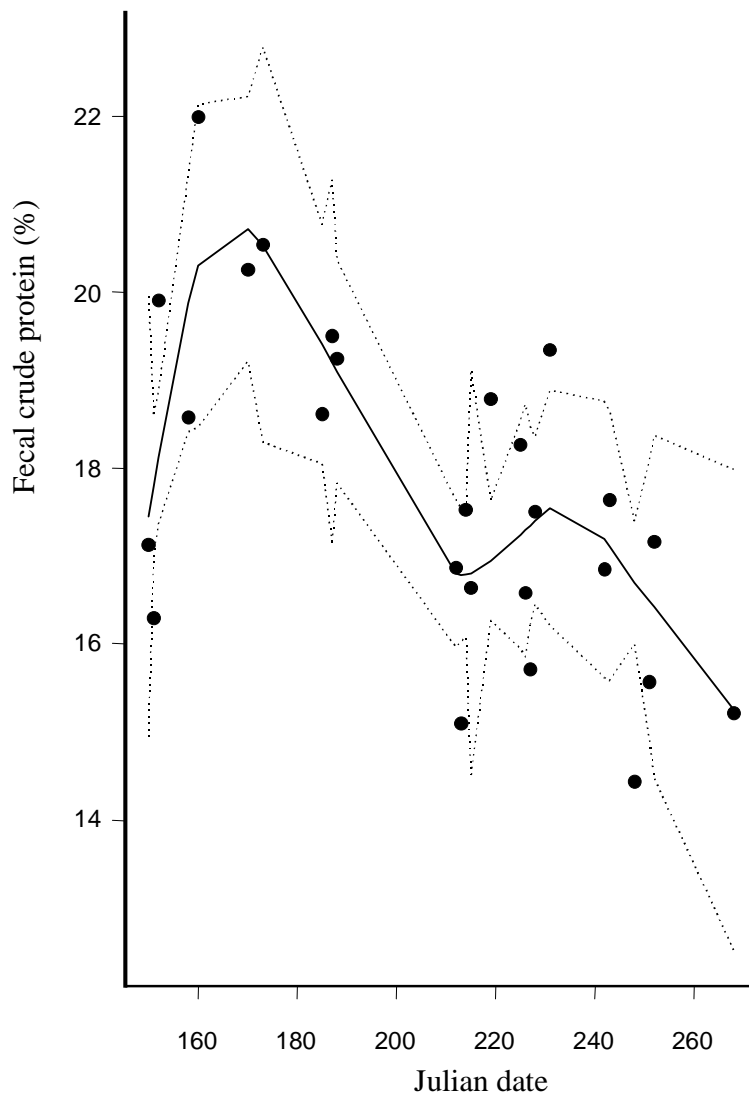


Figure 1

The crude protein content of bighorn sheep feces during summer 1995 at Ram Mountain, Alberta. The solid line is a cubic spline smoother, the dotted lines show the 95% confidence intervals. Each point represents the average crude protein content of the fecal pellets collected from 1 to 12 sheep during a single day.

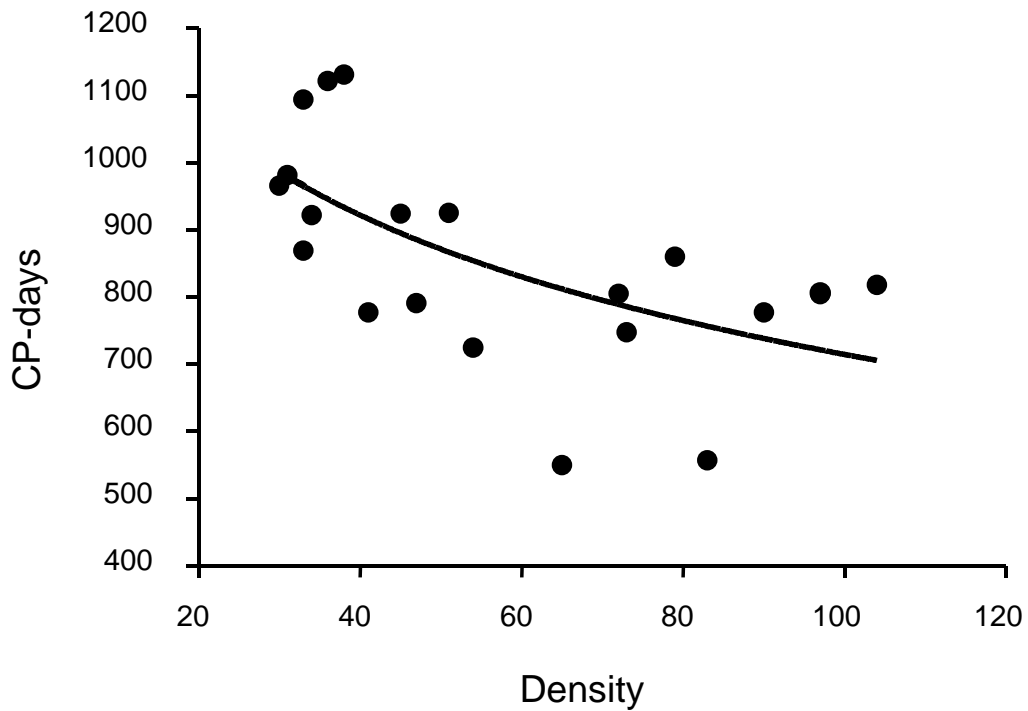


Figure 2

Fecal crude protein-days (see text for details) compared to the number of adult females in the Ram Mountain population of bighorn sheep. Each point represents one year.

$$y = -226.4\ln(x) + 1756.7, r^2 = 39\%, F = 12.2, df = 19, P = 0.002.$$

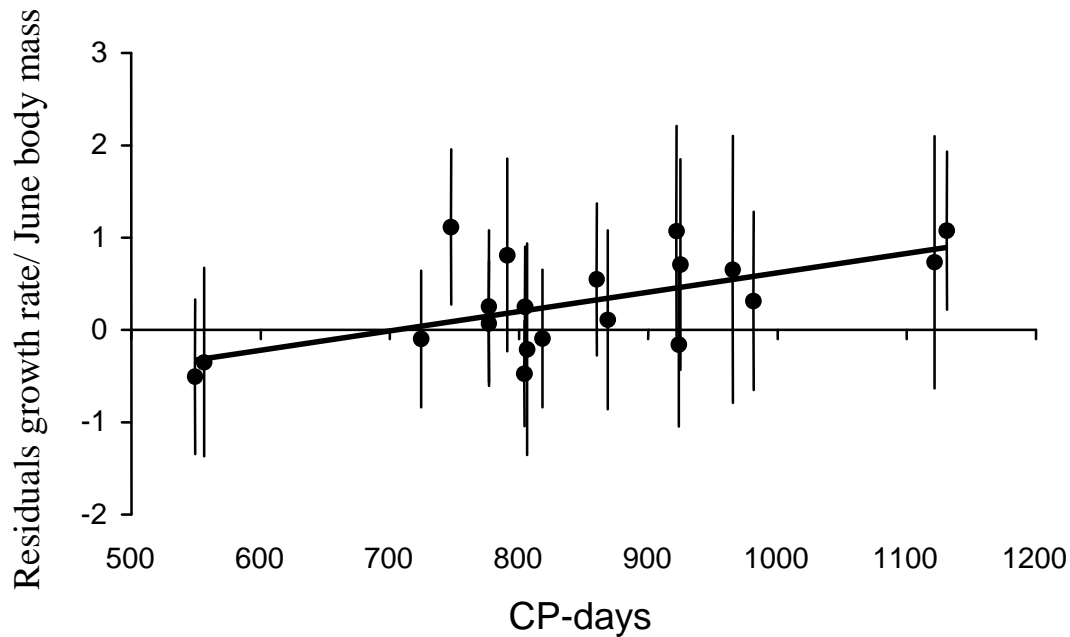


Figure 3

Relationship between the number of fecal crude protein-days (see text for details) during summer and the residual rate of mass gain by non-lactating bighorn ewes, after accounting for individual body mass in June, at Ram Mountain, Alberta. Residuals were calculated for all females, because there was no interaction between reproductive status and body mass in June affecting summer mass gain. Each point represents the average of the residuals \pm s.d. for one year, from 1977 to 2000. $y = 0.0021x - 1.479$, $r^2 = 36\%$, $F = 10.1$, $df = 19$, $P = 0.005$.

Complément à la section Ia :

Un verre de lait maternel ? Non, une pression. De sélection

L'objectif de ce premier complément est tout d'abord de revenir plus en détails sur le concept de tactique conservacionniste, seulement abordé en introduction, avant de tenter de montrer dans quelles mesures ce concept est illustré dans le cadre de la section Ia.

Il apparaît logique d'un point de vue évolutif qu'un seuil minimal de condition soit requis pour qu'une femelle prenne la décision de tenter la reproduction. En effet, non seulement les coûts de reproduction en terme de survie, masse ou reproductions futures (Clutton-Brock et al., 1983; Festa-Bianchet et al., 1998) mais également les risques encourus par leur progéniture (Festa-Bianchet, 1988a; Bérubé et al., 1996; Kojola, 1997) sont plus importants chez les individus de moins bonne condition. Les caractéristiques individuelles (âge, rang social, sexe du jeune précédent par exemple) et environnementales déterminent cette condition. Ainsi, le déclenchement de la puberté semble-t-il intervenir conditionnellement au dépassement d'un seuil de masse corporelle chez les ongulés (Gaillard et al., 1992; Jorgenson et al., 1993a; Saether & Heime, 1993; Hewison, 1996) comme dans le cas d'autres groupes, tels celui des oiseaux marins (Weimerskirch, 1992). Cela explique certainement que l'âge à la maturité soit un des premiers traits d'histoire de vie affectés par une dégradation de l'habitat (Sadleir, 1969), comme par exemple celle résultant d'une augmentation de la densité de population (Jorgenson et al., 1993a; Swihart et al., 1998). Précisons toutefois que se reproduire tôt n'est pas sans avantages (Lewontin, 1965; Leboeuf & Reiter, 1988), ce qui permet d'ailleurs de constater ces coûts qui y sont associés. Cette notion de seuil concerne également les femelles multipares chez lesquelles une mauvaise alimentation peut retarder / annuler l'entrée en reproduction (Cook et al., 2001) de sorte qu'il n'est pas rare de constater des pauses annuelles de reproduction en cas de mauvaise condition environnementale chez différentes espèces (Mundinger, 1981; Clutton-Brock et al., 1982a).

La relation seuil de condition - reproduction est toutefois moins intuitive que ce qu'elle peut paraître de premier abord. Elle-même dépend en effet des conditions environnementales. Davantage qu'une simple relation de densité-dépendance de la fertilité, souvent mise en évidence dans les études à long terme (Gaillard et al., 2000b), l'effet d'une dégradation du milieu sur la valeur minimale requise pour la reproduction semble à nouveau témoigner d'une tactique conservacionniste de la part des femelles chez certaines espèces d'ongulés. Chez le cerf par exemple, au fur et à mesure que la densité augmente, les femelles entrent en reproduction à un poids de plus en plus élevé (Albon et al., 1983) : minimisant

ainsi le risque qu'elles encourent lors d'une reproduction dans des conditions défavorables, elles optimisent également les chances de survie de leurs jeunes dont le poids et la date de naissance, paramètres affectant la survie, dépendent de la condition maternelle (Clutton-Brock et al., 1982a). Un résultat similaire a été reporté dans le cas de l'élan (*Alces alces*) chez qui les femelles vivant dans un milieu défavorable (cette fois-ci estimé par des variables climatiques) ont une masse supérieure pour une fécondité donnée (Sand, 1996) : entre populations, la masse requise peut varier de près de 30%. Quelques autres études reportent des résultats allant dans la même direction (Laws & Parker, 1968; Heard et al., 1997). Il est raisonnable d'admettre que cette réduction de l'effort de reproduction par unité de masse de femelle reproductrice lorsque les conditions sont défavorables peut certainement en partie expliquer la remarquable stabilité de la survie des femelles adultes comparativement aux autres traits d'histoire de vie (Gaillard et al., 1998).

Le bighorn ne fait pas exception : Alberta oblige, cette espèce semble également avoir opté pour une tactique conservacionniste... Festa-Bianchet et Jorgenson (1998) ont proposé le concept très parlant de « mère égoïste » pour expliquer la tactique des bighorns consistant à limiter l'investissement maternel lorsque le milieu se dégrade afin de réduire les conséquences néfastes potentielles dont elles pourraient souffrir. En conséquence, à Ram Mountain, la survie des agneaux est nettement densité-dépendante (Bérubé et al., 1996; Portier et al., 1998) alors que celle des femelles ne l'est pas (Jorgenson et al., 1997). Nous discuterons plus spécifiquement de l'investissement maternel *per se* dans la conclusion de ce travail, en particulier en réalisant le parallèle avec le second chapitre. L'important ici est davantage de souligner l'effet de l'environnement sur celui-ci. En particulier, des comparaisons des même femelles sous différentes pressions de sélection ont permis de montrer que les mères n'investissaient pas davantage dans leur jeune lorsqu'elles étaient plus lourdes (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998), suggérant à nouveau un investissement maternel minimal.

La section **Ia** a permis de développer un indice de la qualité du régime alimentaire estival des bighorns basé sur l'azote fécal, issu des fèces récoltées durant 23 années. Outre l'intérêt de cet indice dans des considérations ayant trait à la gestion des ongulés *in situ*, il a également permis de tirer des conclusions en terme d'investissement maternel à travers en particulier l'étude de l'influence de la qualité du régime alimentaire sur le gain de masse des

femelles. Ainsi, pour les valeurs les plus faibles de cet indice, reflétant une alimentation de mauvaise qualité sur la quasi-totalité de la période durant laquelle les bighorns gagnent en masse (Festa-Bianchet et al., 1996), les gains de masse des femelles allaitantes et non allaitantes sont semblables. Ce résultat suggère à nouveau une réduction de l'effort de reproduction dans des conditions difficiles. Une qualité de l'alimentation qui s'améliore va directement profiter aux femelles non allaitantes, dont le gain de masse estival augmentera, alors que notre indice de qualité de l'alimentation estival n'exerce aucune influence sur le gain de masse des femelles allaitantes dont l'investissement dans leur jeune dans ces conditions ne met alors plus en péril leur propre survie.

Même s'il n'existe pas de données les concernant, il est raisonnable de penser que de leur côté, les agneaux tentent de compenser cette diminution de l'investissement maternel par une augmentation de leur activité de broutage, comme parfois reporté dans la littérature (Horejsi, 1976; Hudson & Adamczewski, 1990; Jaime & Purroy, 1995 ; Réale et al., 1999a), même si ce n'est pas toujours le cas (White, 1983). Si cette augmentation du broutage existe, elle reste cependant insuffisante à en juger par le fort effet négatif de la densité sur le gain de masse des agneaux (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998). Ceci peut venir du fait que l'efficacité du rumen nécessite un certain temps avant d'être optimale (Lyford, 1988), ou que, comme le montre la section **Ia**, la végétation alors disponible pour les agneaux est, par nature, de piètre qualité. Il ne faut pas non plus oublier que le rendement énergétique du lait est bien supérieur à celui de l'herbe. Il est peu probable que, de façon générale, l'alimentation solide représente une source importante d'énergie pour les agneaux, surtout dans la première partie de l'été : soit parce qu'ils n'en ont pas besoin (années favorables), soit parce que lorsqu'ils en auraient besoin, leur rumen est certainement inefficace à la digestion d'une végétation par nature de mauvaise qualité. En outre, Festa-Bianchet & Jorgenson (1998) mettent en avant le fait que la densité-dépendance des agneaux est plus forte que celle des yearlings qui ne reçoivent plus de lait alors que leur croissance est encore très importante. Ceci corrobore l'hypothèse que la densité-dépendance de leur gain de masse reflète une diminution des soins maternels en cas d'été défavorable, et non une plus grande sensibilité d'une baisse de qualité des ressources alimentaires. Il n'est donc pas surprenant de mettre en évidence un effet de la qualité de l'alimentation sur le gain de masse des femelles non allaitantes et des yearlings, alors que celui des agneaux semble davantage influencé par la densité (voir discussion de la section **Ia**).

Section Ib :

Lactating bighorn ewes increase ruminating effort

Pierrick Blanchard

L'objectif de cet article est la mise en évidence d'une tactique d'alimentation mise en place par les femelles reproductrices pour faire face au coût que représente la lactation. Il est en effet troublant qu'en dépit d'études sur le sujet, aucune différence de comportement alimentaire entre les femelles en fonction de leur statut reproducteur n'ait jusqu'alors été reporté en été. L'intérêt de cet article réside dans **l'originalité de l'hypothèse testée**. Il constitue en effet la première étude à s'intéresser à l'existence d'une tactique basée sur les patrons de ruminations chez un ongulé sauvage évoluant en liberté et dans un contexte d'évolution des traits d'histoire de vie. En outre, les **conditions uniques d'étude** permettent de contrôler par d'éventuels facteurs confondants.

Abstract

Because lactation has high energetic costs, female ungulates should vary their foraging behaviour according to reproductive status, but several studies have found no differences between yeld and lactating females in foraging time, selectivity, or bite rate. Rumination behaviour may also affect digestive efficiency, but no study has compared it to reproductive status in a free-ranging ungulate. By observing marked bighorn ewes (*Ovis canadensis*) of known age, mass and reproductive status, I tested the hypothesis that females varied their ruminating behaviour as a function of the cost of lactation. I found that the time required to process 10 boli did not differ according to reproductive status but the number of chews per bolus was higher for lactating than yeld females. As a result, lactating ewes ruminated 21.5% faster than yeld ewes. After considering the potential physiological advantages of this behaviour, I suggest that it may have evolved to allow lactating females to avoid having to increase their foraging time, and discuss the importance of ruminating parameters in the light of the behavioural ecology of mountain ungulates.

The daily energetic requirements of female ungulates may increase by 150% during peak lactation compared to maintenance (Loudon, 1985), and it is therefore reasonable to expect that the foraging behaviour of females should vary according to reproductive status. As expected, in domestic sheep (*Ovis aries*) (Penning et al., 1995), cattle (Gibb et al., 1999), red deer (*Cervus elaphus*) (Clutton-Brock et al., 1982b), and wood bison (*Bison bison athabasca*) (Komers et al., 1993) lactating females spend more time foraging than yeld ones. In addition to spending more time foraging, lactating females could increase food intake through a faster bite rate, as reported for bighorn sheep in autumn (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998), or could be more selective while feeding, as reported for red deer hinds (Clutton-Brock et al., 1982a; Clutton-Brock et al., 1982b). Although plasticity in foraging behaviour likely reduces the fitness costs of lactation, it often appears to be insufficient to completely compensate for the increased energy demands. Numerous studies have reported evidence of lactation costs for species where reproductive status affects foraging behaviour: compared to yeld females, lactating females may suffer lower mass gain, survival or reproduction (Clutton-Brock et al., 1983; Festa-Bianchet et al., 1995; Sand, 1998; Chan-McLeod et al., 1999), higher sensitivity to population density (Hjeljord & Histøl, 1999) or parasitism (Festa-Bianchet, 1989). Several studies found no differences in the foraging behaviour of female ungulates according to reproductive status (Oakes et al., 1992; Parsons et al., 1994; Pérez-Barbería & Nores, 1996; Toïgo, 1999), and some of these studies also reported evidence of lactation costs (Pérez-Barbería & Nores, 1996). Although the lack of compensatory feeding behaviour by lactating females may indicate that all females forage at the maximum possible rate, females may also partially respond to the increased energy cost of lactation by modifying other aspects of their foraging strategy.

In ruminants, chewing efficiency is very important (Pérez-Barbería & Gordon, 1998a), because by decreasing particle size and thereby exposing more surface area (Pond et al., 1984), mastication accelerates digestion (Bjorndal et al., 1990). Gross et al. (1996) proposed that in the sexually dimorphic Nubian ibex (*Capra ibex nubiana*), females were able to compensate for shorter retention times by masticating forages more thoroughly than males during rumination.

In summer, lactating and yeld bighorn ewes had similar bite rates, step rates (a measure of selectivity (Komers et al., 1993)), grazing times, and selected the same habitats (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998). Lactating ewes gained less mass than yeld ones

(Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998). That study, however, did not examine possible differences in ruminating behaviour. I observed individually marked free-ranging bighorn ewes of known reproductive status, age and body weight, to test the hypothesis that reproductive ewes modify their ruminating behaviour in response to the energetic costs of lactation.

Methods

Study Area and Bighorn Sheep Population

I observed bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta, Canada (52° N, 115° W) in summers 1999 and 2000. All ewes were marked and were recaptured 2-6 times from late May to late September in a corral trap baited with salt. At each capture, ewes were weighed to the nearest 250-g with a Detecto spring scale, and reproductive status was classified as dry, pregnant, or lactating through udder inspection. Further details about the study area and capture methods are in Jorgenson et al. (1993b) and Festa-Bianchet et al. (1996). The Ram Mountain bighorn sheep research protocol was approved by the Animal Care Committee of the Université de Sherbrooke, an affiliate of the Canadian Council on Animal Care (Protocol MFB2 by Marco Festa-Bianchet). Ewe – lamb pairs were determined by observing marked lambs suckle from marked ewes. I considered two classes of reproductive status: ewes nursing a lamb, and yeld ewes. Not having a lamb can arise from three different causes: (1) the ewe was barren (n=5, when examining the udder at capture, neither milk nor colostrum is secreted), (2) the lamb died at or soon after birth (n=10, these ewes were lactating when first captured in late spring but their lamb was never seen), (3) the lamb died during summer (n=3). Because these 3 summer deaths occurred at least one month before the ewe's ruminating behaviour was observed, I considered these ewes as "yeld".

Because energetic requirements are likely to vary according to the lactation stage (Hudson & White, 1985), I determined approximate lambs birthdate by searching lambing areas, as reported in Festa-Bianchet (1988d). Three lambs were discarded from the analysis because they were already too old when the field season began to reliably estimate their birthdate.

Individual rates of mass gain were calculated for ewes caught at least twice with more than 30 days between captures (n=30 of 33 ewes). Because ewe mass gain was quadratic (Festa-Bianchet et al., 1996), I used the regression of body mass on the square root of capture date to adjust the mass of a given ewe to the day of observation. More details on mass adjustment are in Festa-Bianchet et al. (1996). All ewes were first marked as lambs so that their exact age was known. Ewes younger than 5 years were not considered because only 4 of 11 in 1999 and 0 of 8 in 2000 reproduced.

Observations

The ewes were habituated and easily observable. Most observations took place from 30-100 m, using a spotting scope (25-40 X 60). A focal ewe was chosen according to the ease of observing her chewing and regurgitating boli. Once a bolus is regurgitated, the ewe typically chews it for slightly less than 1 mn, then performs about five rapid jaw movements before swallowing. All the observed ewes had moulted, so that both regurgitation and swallowing were easily observable because of the very short neck hair.

Focal observations (Altmann, 1973) began with the regurgitation of a bolus, chosen randomly, and lasted until the 10th bolus was swallowed. Using a stopwatch, I recorded the total time and all chews while the 10 boli were processed. Observations were aborted if the focal ewe stopped ruminating for more than 5 seconds. All ewes older than 4 years were observed, once each. The earliest observations took place on July 6th and the latest on September 17th.

Statistical Procedures

Because assumptions of normality and homoscedasticity were fulfilled for both measured variables, I used ANCOVAs with reproductive status (lactating and yeld) as a factor, to analyse the effect of age and metabolic weight (body weight to the power of 0.75) (covariables) on the number of chews for 10 boli and on the time required to process the boli. I first tested for a difference among slopes, by considering the effect of the interaction between the covariable (age or metabolic weight) and the factor (reproductive status) using F

tests. Because the interaction effect was not significant, I then tested the two main effects in a model containing only additive effects, therefore testing for a differences in intercepts.

I then examined the effect of reproductive status on the relationship between the two dependent variables. I used an ANCOVA of the number of chews for 10 boli with the time required to process the boli as a covariate and reproductive status as factor, in the same way as explained above. To test for potential effects of age and metabolic weight on the relationship between the two measured variables, I regressed the residuals of these two variables (obtained by linear regression) on age or metabolic weight.

To test the effect of lamb sex on rumination behaviours, I calculated each ewe's "rumination speed" (ratio of the number of chews for 10 boli over the time required to process them) and compared the mothers of 9 male and of 6 female lambs with non parametric Mann-Whitney U tests. I used Spearman's correlation coefficient to study the correlation between lamb age (in days) and the mother's ruminating behaviour.

A previous study found that differences in foraging patterns according to reproductive status were only evident after August (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998). I therefore tested whether any effects of reproductive status were the same for ewes observed before (n=14) and after (n=19) September 1st, using non parametric statistics because of the reduced sample size. All probability values are two-tailed. All statistical analyses were performed with SPSS software (SPSS, 1997).

Results

Number of Chews Per 10 Boli

The interaction between age and reproductive status had no effect on the number of chews per 10 boli ($F_{1,29}=0.07$, $P=0.79$). In the additive model (age + reproductive status), age had no effect either ($F_{1,30}=0.02$, $P=0.89$), but lactating ewes had 21.2 % more chews than yield ewes (569.9 and 470.3 respectively, $F_{1,30}=6.18$, $P=0.02$).

The number of chews per 10 boli was not affected by the interaction between metabolic weight and reproductive status ($F_{1,26}=0.29$, $P=0.60$), or by ewe metabolic weight in the additive model ($F_{1,27}=0.69$, $P=0.41$). Reproductive status had a weaker effect than reported

above on the number of chews per 10 boli, probably because of the reduction in sample size ($F_{1,27}=4.29$, $P=0.048$).

Time Required to Process 10 Boli

Neither the interaction between age and reproductive status ($F_{1,29}=0.09$, $P=0.76$), nor any of the main effects in the additive model (age: $F_{1,30}=1.12$, $P=0.3$; reproductive status: $F_{1,30}=0.03$, $P=0.86$) affected the time required to process 10 boli (548 seconds for lactating ewe, 547.2 seconds for yeld ones). Similarly, neither the interaction between metabolic weight and reproductive status ($F_{1,26}=0.01$, $P=0.91$) nor any of the main effects in the additive model (metabolic weight: $F_{1,27}=0.18$, $P=0.68$; reproductive status: $F_{1,27}=0.01$, $P=0.94$) affected the time required to process 10 boli.

Relationship Between Processing Time and Number of Chews

The number of chews for 10 boli was not affected by the interaction between reproductive status and the time required to process the boli ($F_{1,29}=0.02$, $P=0.89$), but each factor had a strong effect in the additive model (reproductive status: $F_{1,30}=18.75$, $P<0.001$; time to process 10 boli : $F_{1,30}=62.36$, $P<0.001$) (Fig. 4). On average, lactating ewes ruminated 21.5% faster than yeld ones (Fig. 5) and showed less variability in rumination speed (Levene statistic $F_{1,31}=7.1$, $P=0.01$). With 1.04 (lactating ewes) and 0.85 (yeld ones) chews/second, my data are similar to those reported by other studies (Table 5). The residuals of the regression of the number of chews on the time required to process 10 boli were not correlated with either ewe age ($F_{1,31}=2.33$, $P=0.14$, linear regression) or metabolic weight ($F_{1,28}=2.50$, $P=0.12$, linear regression).

Lamb Sex, Age and Season

Lamb sex had no effect on ewe rumination speed (Mann-Whitney $U = 24$, $n = 15$, $P= 0.72$). Mothers of male lambs tended to take longer to process 10 boli than mothers of female lambs (586 seconds versus 491 seconds; Mann-Whitney $U = 11$, $n = 15$, $P= 0.06$), and had more

chews during these 10 boli, even if the difference was non significant given the low sample size (607 versus 515 chews; Mann-Whitney U = 14, n = 15, P= 0.13).

Lamb age was not correlated with any variable describing the mother's ruminating behaviour (required time to process 10 boli : Spearman's $\rho = 0.11$, P=0.74; number of chews per 10 boli: $\rho = -0.05$, P= 0.89; rumination speed : $\rho = -0.14$, P= 0.66; n = 12).

Ewe reproductive status did not affect the time needed to process 10 boli either before or after September 1st (Mann-Whitney U = 22, n = 14, P= 0.8 and Mann-Whitney U = 33, n = 19, P= 0.45 for ewes observed before and after September 1st respectively) and did not affect the number of chews for 10 boli (Mann-Whitney U = 15, n = 14, P= 0.24 and Mann-Whitney U = 25.5, n = 19, P= 0.16 for ewes observed before and after September 1st). Lactating ewes chewed faster than yield ones, both before September 1st (Mann-Whitney U = 6, n = 14, P= 0.02) and after (Mann-Whitney U = 10, n = 19 P= 0.005).

Discussion

While the time required to process 10 boli did not differ according to reproductive status, the number of chews was higher for lactating females. As a result, lactating ewes ruminated 21.5% faster than yield ewes. This study was the first to compare rumination behaviour to reproductive status in a free-ranging ungulate, and clearly showed that ewes could adjust their ruminating behaviour according to the energetic costs of reproduction. The variance in rumination speed was much greater for yield ewes, reflecting more individual heterogeneity than in lactating ewes: the latter appear to chew as fast as some physiological constraints allow them to, reducing heterogeneity. The tendency for ewes with sons to process each bolus longer than ewes with daughters with the same rumination speed could reflect the higher energetic and fitness costs of sons in this species (Festa-Bianchet, 1989; Hogg et al., 1992; Bérubé et al., 1996), but this interpretation is speculative because of the small sample size.

Rumination patterns could be affected by several individual characteristics such as tooth morphology (Pérez-Barbería & Gordon, 1998a; b), body mass (Pérez-Barbería & Gordon, 1998a) or age (Chadwick, 1983). There is no reason why lactating and yield ewes should differ in teeth morphology, however, and I detected no age or mass effects.

Because symbiotic micro-organisms in the rumen are inefficient in reducing particle size (Bjorndal et al., 1990; Pérez-Barbería & Gordon, 1998a), the physical degradation of

forage through chewing is vital to increase its surface area, increasing fermentation rate and reducing the lag to cell wall degradation (Reid et al., 1979; Pond et al., 1984). Domestic sheep chew faster than domestic goats during rumination, which may explain why sheep are more efficient in breaking down feed particles to less than 1 mm (Domingue et al., 1991b), the threshold size for a high probability of leaving the rumen (Domingue et al., 1991a).

Lactating bighorn ewes masticated each bolus more thoroughly than yield ones, not by chewing longer but by chewing faster. The main advantage of processing food more thoroughly is probably increased passage and ingestion rates, providing an alternative to increasing gut fill, reported for lactating Nubian Ibex (Gross et al., 1996) but unlikely in the case of bighorn sheep (Baker & Hobbs, 1987). Several parameters can affect intake rate. Neither foraging time, nor bite rate differed according to ewe reproductive status in summer (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998). Bite size, however, was not measured, due to the difficulty of assessing such a parameter in a free-ranging animal. Bite size is mostly constrained both by the size of mouth parts (Gordon et al., 1996) and the characteristics of the forages (Illius & Gordon, 1987; Jiang & Hudson, 1994; Gibb et al., 1999). When total time available for grazing is restricted, sheep have been shown to maintain their instantaneous rate of intake, mainly by increasing bite size (Iason et al., 1999), suggesting that animals still have flexibility (Shipley et al., 1994). Increased chewing investment is all the more important for lactating ewes in maintaining forage comminution efficiency comparable to the one reached by yield ewes since the greater amount of forage ingested is also probably of lower “quality”, for two reasons. First, every herbivore has to face a trade-off while grazing : if selecting large bites increases instantaneous intake rate, smaller bites allow the animal to be more selective and improve the quality of its diet (Shipley et al., 1999). Thus, an increase in bite size (probably met by a deeper grazing) probably results in a mean diet of lower digestibility for lactating ewes (Jiang & Hudson, 1994). Second, except if lactating ewes chew more thoroughly every bite already at first ingestion, I would expect the mean ingested particle size to be bigger given the larger bite size. Therefore, I propose that the increase chewing effort by lactating females during rumination is a way to “defend” the digestion rate of more food with bigger particle size of lower quality compared to yield females, every bolus being larger.

If lactating females do not increase ingestion rate compared to yield ones, chewing more thoroughly could increase forage digestion. Given the very high digestibility usually reported for forages commonly consumed (Robbins, 1983) however, this strategy would

probably be insufficient to meet the high energetic requirements imposed by lactation and appears unlikely.

By increasing chewing rate while ruminating, lactating females may be able to avoid foraging longer than yield females. Synchronisation of activities is essential for group stability (Conradt, 1998; Ruckstuhl, 1998), therefore lactating females may ruminate as fast as possible to enjoy the benefits of being in a group (Oakes et al., 1992), without suffering too much from the costs of synchronisation, such as reduced feeding time. High group synchrony of activities is common in ungulates (Côté et al., 1997; Maier & White, 1998), and its benefits are thought to include enhanced predator detection or avoidance and foraging efficiency (Kie, 1999; Sevi et al., 1999), all parameters of particular importance for lactating females. This reasoning assumes that lactating females adapt their foraging strategy to that of yield females, but the opposite could be true : yield females could forage longer when accompanied by lactating ewes, which could also allow them to benefit from the safety of being in a herd. In this case, lactating ewes would both increase their feeding time and their digestion rate through ruminative process. In either case, it is likely that ewe foraging behaviour will vary according to both reproductive status and group composition, and possibly be determined either by the ratio of lactating and yield ewes or by the reproductive status of the dominant females in the group. Given their different energetic requirements, one could expect lactating and yield ewes to segregate, when group size is large enough. Females with young tend to form group on their own in several ungulate species (Rutberg, 1984; Komers et al., 1993; Pérez-Barbería & Nores, 1994).

Ruckstuhl & Festa-Bianchet (1998) proposed that factors such as insect harassment or heat may prevent lactating ewes from increasing foraging time in summer. In this case, enhancing chewing effort while ruminating could be an alternative strategy to increase feeding efficiency. It would be interesting to repeat these observations later in autumn, when lactating females feed longer than yield ones (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998), possibly also because predation pressure decreases as lambs get older. I would expect less differences in rumination patterns between ewes at this time of the year.

The importance of chewing behaviour in ruminants' ecology may have been underestimated. In ruminants, forage is broken down by chewing both before swallowing and during rumination (Pérez-Barbería & Gordon, 1998a). Gross et al. (1995) proposed that lactating females should choose a feeding strategy that maximised intake rate and minimised

feeding time, to reduce exposure to predators. Predation risk appears to strongly affect the foraging strategy of lactating female ungulates, which are often more vigilant than yeld females (Quenette, 1990), and select foraging sites that are safe from predators (Festa-Bianchet, 1988b; Bon et al., 1995). Thus, lactating females could favour rapid ingestion over mastication while feeding, and then chew longer (and possibly faster) to compensate during rumination in the safety of escape terrain. Despite the potentially high predation risk that their lamb face, however, lactating female ungulates often feed longer than yeld ones (Clutton-Brock et al., 1982b; Komers et al., 1993), possibly by increasing vigilance while feeding without incurring a foraging cost (Illius & Fitzgibbon, 1994).

For a given grazing time, chewing less while feeding and more while ruminating could allow lactating females to save time while grazing, allowing them to increase bite rate or vigilance rate (but see Illius & Fitzgibbon (1994)). This does not hold for bighorn ewes since, in summer, feeding behaviour including bite and vigilance rates is the same for yeld and breeding ewes (Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998), so that I can probably reject the hypothesis that lactating ewes invest more in rumination to compensate for lower chewing investment at first ingestion.

Two alternative hypotheses could explain why yeld ewes do not chew as fast as lactating ewes while ruminating. First, even if autumn body mass is positively correlated with winter survival, especially for old females (Festa-Bianchet et al., 1997) there could be a locomotory cost to excessive summer mass accumulation (Festa-Bianchet et al., 1996). Second, unnecessary mastication could lead to premature tooth wear (Gross et al., 1995). Fitness consequences of the resulting loss of tooth effectiveness (Pérez-Barbería & Gordon, 1998a) can be very important (Leader-Williams, 1988; Skogland, 1988). Pérez-Barbería & Gordon (1998b) showed that red deer hinds with low molar occlusal surface area had larger forage particles in their faeces. There is considerable individual variability in tooth wear at a given age in ungulates (Hewison et al., 1999b). If the rumination patterns found in this study hold for other species, individual differences in reproductive effort may partly explain individual variability in tooth wear within wild ruminants populations, underlying a trade-off between reproduction and survival (Stearns, 1992).

Acknowledgments

Particular thanks to Wayne Hallstrom, Jean-Francois Dallaire and Fanie Pelletier for field assistance. I am grateful to Marco Festa-Bianchet, Jean-Michel Gaillard, Don Thomas, Patrick Duncan, Carole Toigo, Anne Loison and Christophe Bonenfant for critical comments and discussions and to Jon Jorgenson for his pivotal contribution to the Ram Mountain study. Financial support was provided by the French government, by the France-Québec co-supervision program, by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Alberta Fish & Wildlife Division, the Université de Sherbrooke and the Rocky Mountain Elk Foundation.

Table 5. Rumination speed (number of chews per second) for 11 ungulate species or breeds in 13 different studies. With 1.04 (lactating ewes) and 0.85 (yeld ewes) chews per second, bighorn ewes have a rumination speed consistent with the mean (1.2) calculated from the studies reported here.

| Species/breeds | Mean chews/second | n | Study |
|------------------------------------|------------------------------------------------------|----------|-------------------------------------|
| <i>Cervus elaphus</i> | 0.97 (ryegrass); 0.52 (chicory) | 4 | (Hoskin et al., 1995) |
| <i>Cervus elaphus</i> | 1.35 | 4 | (Howse et al., 1995) |
| <i>Cervus elaphus</i> | 1.04 | 12 | (Pérez-Barbería & Gordon, 1998b) |
| <i>Cervus elaphus</i> | 1.42 | 62 | (Clutton-Brock et al., 1982a) |
| <i>Capra ibex nubiana</i> | 0.92 (females); 1.03 (males) | 7 | (Gross et al., 1995) |
| <i>Cervus unicolor</i> | 1.3 | 4 | (Howse et al., 1995) |
| <i>Cephalophus monticola</i> | 1.8 (figs) ; 1.3 (alfalfa); 1.6 (willow) | 3 | (Wenninger & Shipley, 2000) |
| <i>Syncerus caffer</i> | About 0.72 | ? | (Prins, 1996) |
| <i>Syncerus caffer</i> | « Slightly » under 1 2 (kids) ; 1.66 (yearlings); | ? | (Mloszewski, 1983) |
| <i>Oreamnos americanus</i> | 1.5 (2 years old) ; 1.33 (adult) | ? | (Chadwick, 1983) |
| Blackhead ewes | 1.2 | 5 | (Kaske & Groth, 1997) |
| Border-Leicester X Romney sheep | 1.66 | 5 | (Domingue et al., 1991b) |
| Angora-NZ feral goats | 1.32 | 5 | (Domingue et al., 1991b) |
| Guernsey cows | 0.87 | 4 | (Brouk & Belyea, 1993) |
| Holstein-Friesian cows | 0.99 (lactating) ; 0.96 (dry) | 27 | (Gibb et al., 1999) |

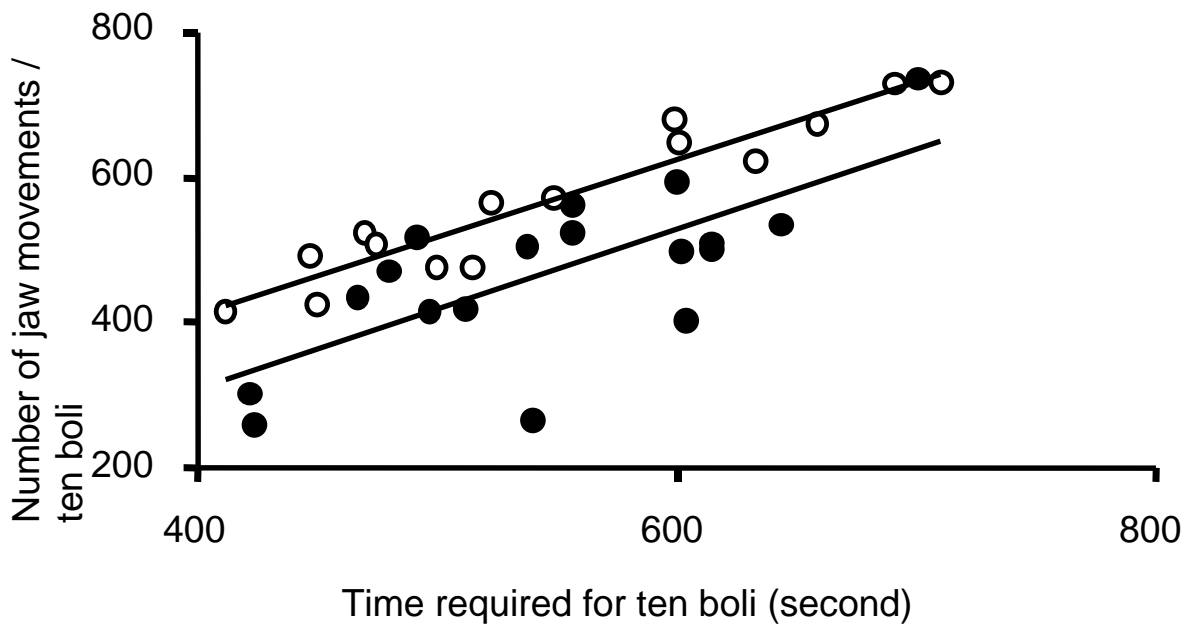


Figure 4

Number of chews per 10 boli plotted against the time needed to process 10 boli. For a given processing time, lactating ewes (open circles) have more chews than yield ewes (filled circles), but less intragroup variability.



Figure 5

Rumination speed of bighorn sheep ewes on Ram Mountain. Lactating ewes ruminated 21.5 % faster than yield ones.

Section Ic :

**Un animal d'âge connu mais d'efficacité
d'alimentation réduite : un
problème de faim et de moyens...**

La présente section se situe au confluent du suivi à long terme, des tactiques d'alimentation et de l'éthique. Chacun sachant où peut conduire la science sans conscience, le grand public, mais également de plus en plus de revues spécialisées attirent l'attention des scientifiques sur les limites qu'il conviendrait de ne pas franchir lors, en particulier, du suivi à long terme d'animaux sauvages et des manipulations qui y sont associées. La contribution de la science à l'identification de ces limites en terme d'éthique est incontournable, mais il est évident que de telles interrogations requièrent un éclairage par d'autres domaines et la concertation de l'ensemble des citoyens. Compte tenu du domaine de cette thèse, je me bornerai dans cette section à apporter des éléments de réponse d'ordre quantitatif à travers un exemple concret.

Dans un article récemment publié dans the Wildlife Society Bulletin, Nelson (2001) recommande l'extraction d'une dent dans le cadre des suivis à long terme lors de la capture de cerfs de Virginie dans l'objectif de déterminer l'âge de l'individu. Compte tenu de la réduction d'efficacité de prise alimentaire et du traumatisme potentiels résultant de la perte d'une des 8 dents dont dispose un ongulé pour prélever la végétation, il apparaît logique, justifié et souhaitable de s'interroger sur la position de ce procédé par rapport à la limite précédemment évoquée. Dans cette optique, Festa-Bianchet et al. (2002) (annexe) ont suggéré que des études complémentaires visant à quantifier d'éventuels effets négatifs de l'absence d'une dent sur la valeur sélective de l'individu considéré étaient requises avant d'accepter cette recommandation.

L'objectif de la présente section est de proposer quelques pistes pour quantifier la perte d'efficacité du prélèvement de la végétation chez un cerf de Virginie auquel 1 à 3 dents auraient été retirées, suivant les "recommandations" de Nelson (2001) ; l'idée sous-jacente étant d'incorporer cette mesure à un modèle plus général qui permettra de prédire l'effet de l'extraction dentaire sur la valeur sélective de l'individu considéré.

Méthodes

Chacune des trois méthodes a comme base de travail une photocopie (avec un agrandissement de 200%) de la mâchoire inférieure d'un cerf de Virginie.

Méthode 1

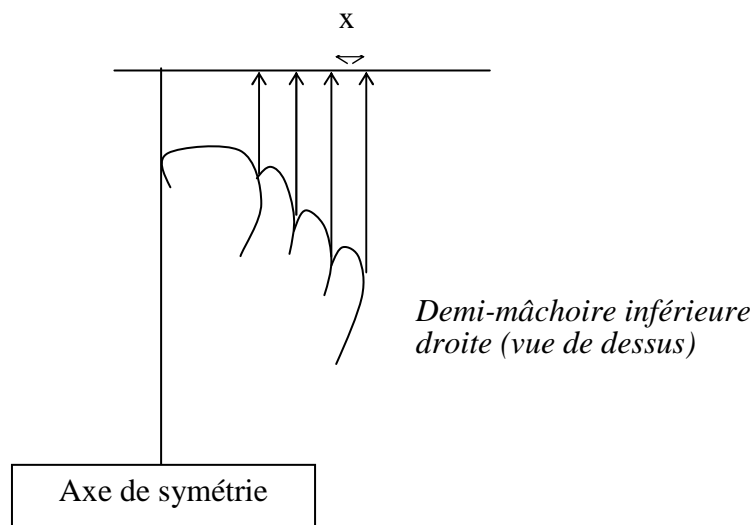
Cette méthode comporte deux étapes. La première consiste à déterminer la réduction de la taille de la barre des incisives (TBI : distance entre les dernières incisives à gauche et à droite) résultant de la perte de 1 à 3 dents. Pour ce faire, la TBI a été mesurée à trois reprises sur la photocopie suite à un découpage successif de trois dents, retirées dans l'ordre suivant : 1^{ère} canine (incisiforme) à droite, à gauche, puis la 3^e incisive à droite (Nelson, 2001). La seconde étape a pour objectif de traduire la diminution de la TBI en perte d'efficacité lors du prélèvement, représentée par une réduction de la surface de la bouchée. Pour ce faire, une relation publiée dans la littérature reliant ces deux mesures a été utilisée ($\ln(\text{taille de la bouchée}) = 1,97 \ln(\text{TBI})$, (Gordon et al., 1996)).

Méthode 2

Cette méthode utilise un logiciel permettant de calculer l'aire d'une figure de forme quelconque (Agvision, Decagon Devices Inc., PO Box 835, Pullman Washington 99163 USA, 1990). Deux approches ont été conduites à l'aide de ce logiciel. La première consiste à calculer la surface du plan formé par l'axe reliant les deux dernières incisives (de longueur TBI) et la limite externe des dents. L'utilisation de ce logiciel a permis de quantifier la diminution de cette surface, que l'on peut appeler surface de morsure, résultant de la perte de 1 à 3 dents. Dans la seconde approche, c'est la surface de chaque dent qui a été mesurée. Cela a conduit à estimer la surface relative de chaque dent comparativement à la surface totale.

Méthode 3

La capacité de préhension de chaque dent a été évaluée en projetant le contour extérieur de celle-ci sur un axe imaginaire parallèle à la barre des incisives d'une mâchoire comportant 8 dents, comme mentionné ci-dessous.



Résultats

Les tableaux suivants présentent les pourcentages de réduction de la taille de la bouchée (méthode 1), de la surface de morsure (méthode 2), de la surface dentaire (méthode 2) et de la longueur de préhension (méthode 3).

Les mesures reportées ci-dessous sont en grandeur réelle.

Méthode 1

| | TBI (mm) | Taille de la bouchée (mm ²) | Réduction (%) |
|------------------------|----------|-----------------------------------------|---------------|
| Mâchoire intacte | 16,25 | 242,9 | |
| Une dent manquante | 14,75 | 200,7 | 17,4 |
| Deux dents manquantes | 12,5 | 144,8 | 40,4 |
| Trois dents manquantes | 11 | 112,6 | 53,4 |

Méthode 2

| | Surface de morsure (mm ²) | Réduction (%) |
|------------------------|------------------------------------------|------------------|
| Mâchoire intacte | 39 | |
| Une dent manquante | 32 | 17,9 |
| Deux dents manquantes | 28 | 28 |
| Trois dents manquantes | 23,5 | 39,7 |

| | Surface (mm ²) | % surface totale |
|--------------------|----------------------------|------------------|
| Totale (8 dents) | 24 | 100 |
| Troisième incisive | 2,25 | 9,4 |
| Dernière incisive | 2,1 | 8,75 |

Soit une réduction de 9,4% de la surface dentaire si 1 dent est retirée, de 18,8 % si 2 dents le sont, et de 27,5 % si la détermination de l'âge de l'animal a "nécessité" l'extraction de 3 dents.

Méthode 3

| | Longueur projetée (mm) | Réduction (%) |
|------------------------|---------------------------|------------------|
| Totale (8 dents) | 20,5 | |
| Une dent manquante | 18,5 | 9,8 |
| Deux dents manquantes | 16,5 | 19,5 |
| Trois dents manquantes | 14,25 | 30,5 |

Discussion

Suivant la mesure effectuée, la perte d'efficacité résultant de l'extraction d'une dent peut varier pour ainsi dire du simple au double. Ceci dit, les différentes méthodes utilisées ne peuvent être considérées comme également pertinentes. En particulier, la méthode 1 soulève des questions inhérentes à l'équation utilisée reliant la TBI à la surface de la bouchée. Celle-ci ayant en effet été obtenue dans le cadre d'une étude portant sur deux espèces animales (le mouton et la chèvre), les chiffres avancés ici, concernant non seulement la même espèce mais le même individu doivent être considérés avec de grandes précautions. En outre, si les deux espèces considérées dans Gordon et al. (1996) sont généralement considérées comme "grazers" (ou "intermediate type") (Hofmann, 1989), le cerf de Virginie s'apparente davantage aux espèces dites "concentrate selector", même s'il lui arrive de brouter (Meyer et al., 1984). La détermination de la surface de morsure par la méthode 2 présente aussi des limites, davantage au niveau biologique. En effet, la relation entre cette mesure et l'efficacité du prélèvement de la végétation n'est pas immédiate. Pour aider à la compréhension de ces limites, il suffit de pousser le raisonnement à l'extrême en imaginant une mâchoire présentant des dents parfaitement alignées, autrement dit de surface de morsure nulle. Un prélèvement de la végétation dont l'efficacité dépendra de la profondeur de la cavité buccale reste dans ce cas possible. Un paramètre de toute première importance semble donc être celui mesuré par la méthode 3, qui apparaît de loin comme la plus pertinente. En effet, la quantité de végétation retenue dans la cavité buccale doit dépendre de la largeur incisive totale de la mâchoire, même si l'importance de ce paramètre doit dépendre du type de végétation. En particulier, s'il peut apparaître déterminant lorsque l'animal s'alimente d'herbes (auquel cas une mâchoire de faible largeur incisive "laissera échapper" davantage d'herbes, au rôle de la langue près), un mode d'alimentation basé sur la sélection de plantes ou parties de plantes peut faire apparaître ce paramètre comme secondaire. Globalement, il semble donc raisonnable d'admettre comme pertinents les résultats obtenus à l'aide de la méthode 3, et ainsi de retenir un ordre de 10% comme représentant la diminution de l'efficacité de prélèvement résultant de l'extraction d'une dent, autrement dit, comme la diminution de la quantité de végétation ingérée à chaque bouchée. Il sera toutefois nécessaire de considérer le fait que l'importance relative des dents peut varier : en particulier, plus une dent occupera une position centrale, plus important pourra être son rôle en terme de biomasse de végétation coupée, l'ensemble des dents n'étant pas forcément en contact avec la végétation à chaque bouchée. Il est ainsi évident que

l'objectif du présent complément est davantage de proposer un certain nombre de pistes de réflexion que de quantifier avec exactitude le paramètre étudié. Une fois la méthode choisie, une mesure réalisée avec davantage de précision et la réplication de celle-ci sur plusieurs spécimens devrait être conduite.

CHAPITRE II :

*Choisir le sexe de son jeune : maximiser le
retour en valeur sélective de chaque
événement de reproduction*

Section IIa :

Offspring sex ratio manipulation in ungulates is rare

Pierrick Blanchard, Marco Festa-Bianchet, Jean-Michel Gaillard and
Jon T. Jorgenson

L'objectif de cet article est de tester le modèle de Trivers et Willard chez le bighorn. Le test de ce modèle extrêmement discuté dans la littérature en biologie évolutive, nécessite un modèle biologique ainsi que des données bien adaptés. Ces conditions sont réunies dans cet article qui s'intéresse à une espèce connue pour vérifier les présupposés requis et présente des données adaptées issues d'un suivi intense de 30 ans. Outre les **données uniques**, l'originalité et l'intérêt de cet article résident sans aucun doute dans les résultats reportés qui ont poussé à proposer une **extension au modèle de Trivers et Willard**. Cette nouvelle hypothèse souligne en particulier le rôle fondamental et sous-estimé des relations inter individuelles dans ce type de considérations. La contribution du doctorant dans cet article est centrale.

Abstract

The Trivers and Willard model (TWM) predicts that for sexually dimorphic polygynous mammals, females able to provide a high level of care should bias offspring sex ratio in favour of sons. Contradictory results of empirical studies, however, suggest that selective pressures for adaptive offspring sex ratio vary with species and environmental conditions. We report the results of a 29-year study of marked bighorn sheep (*Ovis canadensis*) in a population that underwent wide changes in density and where most females were captured and weighed each year. Lamb sex ratio was independent of absolute ewe mass, yearly deviations from individual or population average mass, and of population density. Bighorn sheep fit all the assumptions of the TWM but not its prediction : lamb sex ratio is independent of ability to provide maternal care. We suggest that the TWM may only apply when social dominance strongly affects the ability to provide maternal care and when environmental conditions lead to substantial variance in maternal abilities. Those circumstances are likely to occur for only a few species and within a narrow range of environmental conditions. Publication bias may have affected our understanding of adaptive sex ratio manipulations in mammals. We suggest that such manipulations are very rare.

Trivers and Willard (1973) proposed a model of adaptive offspring sex ratio manipulation when parental fitness returns differ according to offspring sex. Their model makes three assumptions : that offspring phenotypic quality at weaning is correlated with maternal phenotypic quality, that offspring quality at weaning is correlated with adult quality, and that adult quality affects the reproductive success of one sex more than that of the other. For polygynous and sexually dimorphic mammals, such as most ungulates (Alexander et al., 1979), the model predicts that high-quality mothers should produce more sons, while low-quality mothers should produce more daughters. Empirical results, however, are inconsistent, both across (Pélabon et al., 1995; Hewison & Gaillard, 1999) and within (Hewison et al., 1999a) species, possibly because the model was often tested in species that do not meet its assumptions (Hewison et al., 1999a), or because adaptive sex ratio manipulations are also affected by many environmental factors that were ignored in the formulation of the original hypothesis (Kruuk et al., 1999).

The “advantaged daughter hypothesis” has a similar theoretical basis to the TWM, but makes the opposite prediction (Simpson & Simpson, 1982; Hiraiwa-Hasegawa, 1993; Hewison & Gaillard, 1999). According to this hypothesis, in species where maternal care can affect the fitness of daughters more strongly than the fitness of sons, for example through inheritance of social rank, mothers able to provide a high level of care should invest more in daughters than in males (see also Leimar (1996) for an extension of this hypothesis). Another hypothesis, based on Local Resource Competition (LRC) was first proposed at the population scale (Clark, 1978). At the individual level (Silk, 1983), it predicts that female mammals in poor condition would be advantaged by producing males, because males are more likely to disperse than females and therefore adult sons are less likely than adult daughters to compete with their mother for local resources. Although it was first proposed for primates, some studies of ungulates have provided support for the LRC hypothesis (Caley & Nudds, 1987).

Because alternative adaptive models predict sex ratio biases in opposite directions, any significant deviation from parity can be interpreted *a posteriori* as support for any of these theories. Significant results are easier to publish, and the rarity of replication probably leads to an important publication bias in Ecology (Csada et al., 1996; Palmer, 2000). A publication bias for data showing significant deviation from unity is particularly likely in sex ratio studies, because both the mechanisms and the potential adaptive significance of this phenomenon are largely unknown (Clutton-Brock, 1985; Krackow, 1995a; Festa-Bianchet,

1996). Before concluding that adaptive variation in sex ratio is widespread in mammals, one should consider the reliability of each study, particularly its sample size (Palmer, 2000), its duration, and to what extent the study species meets the assumptions of the model being tested (Hewison et al., 1999a).

Trivers and Willard chose the caribou (*Rangifer tarandus*) to illustrate their influential paper, because ungulates appear to be ideal candidates to test their model (Hewison & Gaillard, 1999). Only four species of ungulates, however, are known to meet the three assumptions of the TWM (Hewison & Gaillard, 1999) : bighorn sheep, red deer (*Cervus elaphus*), reindeer/caribou and fallow deer (*Dama dama*). In bighorn sheep, maternal care is male-biased : male lambs weigh more at birth and at weaning, tend to suckle more and have faster growth rate than female lambs (Hogg et al., 1992; Festa-Bianchet et al., 1996). There is clear evidence for higher fitness costs of sons : compared to ewes that wean daughters, ewes that wean sons have higher macroparasite counts (Festa-Bianchet, 1989), later subsequent oestrus (Hogg et al., 1992) and lower subsequent weaning success (Bérubé et al., 1996). Although male-biased maternal investment (Trivers, 1972) has been clearly demonstrated in this species, the central prediction of the TWM remains untested.

Red deer (*Cervus elaphus*) also satisfy the TWM assumptions (Hewison & Gaillard, 1999). Dominant hinds produce a male-biased offspring sex ratio, but only at low population density (Kruuk et al., 1999). Dominant hinds are likely high-quality mothers because they have higher reproductive success than subordinates (Clutton-Brock et al., 1986). Dominance as calculated in the red deer study, however, is cohort-specific and fixed for a hind's lifetime, therefore it cannot reflect yearly changes in an individual's ability to provide maternal care. The TWM specifically predicts that a mother should bias offspring sex ratio according to her condition at the time of conception, but no study has compared yearly changes in individual maternal condition to offspring sex ratio in ungulates. In our study population of bighorn sheep, yearly recaptures of ewes (Festa-Bianchet et al., 1996) allowed us to measure annual condition based on changes in individual mass, a variable strongly correlated with individual quality and reproductive potential in this species (Festa-Bianchet, 1998; Bérubé et al., 1999; Gaillard et al., 2000a). To test whether individual characteristics and environmental factors affect sex ratio variation (Kruuk et al., 1999), one requires data on many individuals monitored under contrasting environmental conditions. We tested whether or not changes in population density affected offspring sex ratio both at the population and at the individual

level, by examining cohort sex ratios and the sex of lambs produced by individual ewes monitored under contrasting levels of density. Our 29-year study of individually marked, known-age and known-weight bighorn sheep is in a unique position for such a test. Population density tripled during our study, and we found clear evidence of resource limitation at high density (Jorgenson et al., 1993a; Bérubé et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 1998; Portier et al., 1998). Here, we report the results of a test of the TWM on a species that fits the model's assumptions and with a long-term data set of sufficient size and quality to provide reliable conclusions.

Methods

Study Area and Population

Data were collected from 1972 to 2000 at Ram Mountain, Alberta, Canada (52° N, 115° W). The bighorn sheep range extends over approximately 38 km² of alpine and subalpine habitat at 1,082 m to 2,173 m asl. Each year, sheep are captured from May to September, in a corral trap baited with salt. Most ewes are weighed at least three times each summer. Each ewe's individual rate of mass gain was used to adjust her mass to September 15, when ewes have nearly ended their summer mass accumulation (details in Festa-Bianchet et al. (1996)), and about two months before conception. Ewes are marked with canvas collars and lambs with ear tags. Lamb sex is determined at capture. All ewes have been marked since 1976 and over 80 % of the lambs were caught in most years. We used the number of adult ewes in June to measure population density, because adult rams use different foraging ranges than those used by adult ewes and juveniles (Geist & Petocz, 1977; Jorgenson et al., 1998; Ruckstuhl, 1998). The number of adult females has been used to measure population density by other studies of sexually dimorphic polygynous ungulates (Kruuk et al., 1999; Côté & Festa-Bianchet, 2001b).

Indices of Maternal Condition

Earlier research revealed that bighorn ewe age affected body mass, fertility and, for very old ewes, lamb sex ratio (Bérubé et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 1996; Gallant et al., 2001). Here we focused on mass and body condition of ewes aged 6-10 years, when their mass is mostly unaffected by changes in age (Festa-Bianchet et al., 1996). Including ewes aged 4 to 14 years (therefore excluding the oldest and youngest reproducing ewes) led to similar results to those presented here. Trivers and Willard made no predictions about how maternal age may affect offspring sex ratio, and most sex ratio studies in ungulates that considered age failed to find any evidence of its effect (Reimers & Lenvik, 1997; Birgersson, 1998b; Kruuk et al., 1999 but see Saltz, 2001). Age is sometimes used as an index of condition when the latter cannot be measured directly (Dittus, 1998).

We used three different measures of ewe quality :

- the proportion by which each ewe each year deviated from her average mid-September mass at 6-10 years.
- the proportion by which each ewe deviated from the average mid-September mass of adult females that year (*i.e.* her “relative” quality).
- the average mid-September mass of each ewe at 6-10 years of age.

To test whether lamb sex ratio varied according to reproductive effort the previous year, we used three levels of increasing energetic cost for the mother (Bérubé et al., 1996): no lamb weaned, weaned a female and weaned a male.

Statistical Analyses

Individual ewes were included 1 to 5 times in the analysis of the effects of yearly body mass variation and of relative quality on the probability of producing a son. We therefore fitted individual ewe identity as a random effect in a GLMM (Schall, 1991). We compared the deviance of the general model (including a measure of condition, previous reproduction, individual, and the interaction between the measure of condition and previous reproduction), with the deviance of the additive model : the difference between models is distributed as a χ^2

with degrees of freedom equal to the difference in degrees of freedom between the two models compared. Because the interaction was not significant, we then tested the main factors by successively withdrawing each of the two terms.

The effect of average maternal mass between 6 and 10 years old on lamb sex ratio was analysed with a logistic regression of the proportion of sons produced by each ewe at 6 - 10 years of age. All statistical analyses were performed using R software (<http://www.ci.tuwien.ac.at/R/>).

Results

Ewes were not more likely to conceive sons in years when they were heavy (mean proportion of males 0.48 ± 0.057 (s.e.)) than in years when they were lighter than their average mass (0.45 ± 0.054) (Table 6a, Fig. 6). Reproductive status the previous year did not influence lamb sex (mean of 0.49 ± 0.063 , 0.44 ± 0.068 and 0.46 ± 0.073 for females that weaned no lamb, daughters and sons respectively) (Table 6a). The overall mean proportion of sons was 0.47 ± 0.039 . Neither the relative quality of a female (Table 6c) nor her average mass between 6 and 10 years of age (Table 6b, Fig. 7) affected lamb sex ratio. Population density did not affect cohort sex ratio ($n = 29$ years, linear regression after arcsin(square root) transformation, $P=0.2$).

Discussion

Our results suggest that maternal condition does not influence offspring sex in bighorn sheep, despite the fact that this species is highly appropriate to test the predictions of the TWM because it satisfies its assumptions, and despite the quality of our data. We had a very large sample size, monitored the sex ratio of lambs of individual ewes of known age, body mass and condition, and studied a population that underwent substantial changes in density. Our key result is that offspring sex ratio is independent of individual maternal condition, because ewes were not more likely to conceive sons in years when they were heavier than their average long-term adult mass.

An interaction between social behaviour and food availability may explain why the sex ratio bias predicted by the TWM is not confirmed in bighorn sheep and is not consistently

found in either red deer (Kruuk et al., 1999) or reindeer (Kojola & Eloranta, 1989; Reimers & Lenvik, 1997), all ungulate species that meet the model's assumptions (insufficient data on female social behaviour are available for fallow deer) (Hewison & Gaillard, 1999).

Dominant females may have higher fitness than subordinates, but only if high rank provides better access to some resources (Richards, 1974). In female reindeer and red deer, social rank determines the outcome of interference competition for food (Barrette & Vandal, 1986; Thouless, 1990; Kojola, 1997) and is positively correlated with maternal and offspring mass (Clutton-Brock et al., 1986; Kojola, 1997). Dominant females reindeer lose less mass overwinter than subordinates (Kojola, 1997) and in red deer, growth rate declines with increasing population density only for subordinate hinds (Blanc & Th  riez, 1998) see also (Clutton-Brock et al., 1984b). In contrast, dominance does not affect access to food in bighorn ewes (Eccles & Shackleton, 1986; Festa-Bianchet, 1991), a species where aggressiveness is low compared to other ungulates (Fournier & Festa-Bianchet, 1995) and female rank is not correlated with mass, activity costs, diet quality (Eccles & Shackleton, 1986), lamb birth mass or birth date (Hass, 1991), or reproductive success (Festa-Bianchet, 1991).

We propose that the inconsistent results of sex ratio studies among ungulate species reflect the heterogeneity in social behaviour between species. Because a son's reproductive success will depend on his ability to outcompete other males, the fitness benefits to his mother should be greater when other mothers are in poor condition, or of lower social rank for species like red deer where social rank may directly determine a hind's relative quality. The physiological mechanisms for sex ratio adjustment could then depend directly on rank, probably involving maternal hormones levels, which vary according to female social rank (James, 1985; Goodwin et al., 1999). Hormone levels at conception and litter sex ratio are also correlated (James, 1996; Flint et al., 1997). Therefore, we suggest that the TWM prediction may apply only to species where female social rank has a strong and direct effect on access to resources that affect body condition and, ultimately, ability to provide maternal care. Consequently, rather than just by maternal condition, offspring sex may be affected by maternal rank only in those species where rank determines a mother's condition relative to other females in the same population. Even within those species, however, the availability and distribution of resources may affect the potential fitness consequences of biasing offspring sex ratio according to social rank (Dittus, 1998; Kruuk et al., 1999).

When food availability changes from abundant to intermediate, the average condition of females should decline while interindividual variance should increase (Lomnicki, 1988), as high-quality individuals are better able to cope with resources scarcity, or to continue to obtain adequate amounts of resources, than low-quality individuals. Variance in female condition should peak at intermediate density, particularly in species where access to food is affected by social status, increasing the selective pressure for sex ratio manipulation as predicted by the TWM. In primates, several authors have also suggested that when local environmental conditions lead to intense female-female competition for resources, the selective pressures for adaptive sex ratio variation may be different from those existing when resources are more readily available (Johnson, 1988; Van Shaik & Hrdy, 1991; Dittus, 1998; Packer et al., 2000).

In many sexually dimorphic ungulates, the fitness cost of sons is greater than the cost of daughters (Festa-Bianchet, 1989; Clutton-Brock, 1991; Hogg et al., 1992; Bérubé et al., 1996). Independently of the strength of the relationship between rank and ability to provide maternal care, below a certain absolute condition it becomes very costly to raise a son, even for dominant individuals (Kruuk et al., 1999). In addition, in many polygynous and sexually dimorphic species, young males are more sensitive than young females to harsh environmental conditions (Clutton-Brock et al., 1985), increasing the fitness risk involved in a male-biased offspring sex ratio. Under those circumstances, offspring sex ratio should be affected by Fisherian processes (Fisher, 1930) and become independent of maternal rank even in those species where offspring sex ratio manipulation may be adaptive when resources are more abundant (Fig. 8). The adaptive value of biased offspring sex ratio should therefore vary with both a female's absolute ability to provide maternal care and her potential to care relative to that of other mothers in the population. If social dominance affects the ability to provide maternal care by affecting access to resources, dominance status will be a reliable clue to a female's relative potential as a mother (see also Dittus (1998)). Consequently, the TWM's prediction should not be fulfilled if females cannot assess their relative condition, such as in species where social rank does not affect the ability to provide maternal care.

Only four species of ungulates are known to meet all the TWM assumptions (Hewison & Gaillard, 1999). One of those species is the bighorn sheep, where our long-term study strongly suggests that maternal condition in itself is insufficient to select for the ability to manipulate offspring sex ratio. Therefore, even among those species that meet its

assumptions, the TWM's prediction may be fulfilled only when female dominance directly reflects the ability to provide maternal care, and then only at an intermediate level of food availability, as reported for red deer (Kruuk et al., 1999). Unfortunately, because alternative adaptive models predict offspring sex ratio biases in opposite directions (Hewison et al., 1999a), deviations from parity can be interpreted *a posteriori*. Significant results are easier to publish than negative results, and the rarity of replication may lead to a publication bias (Palmer, 2000). As Packer et al. (2000) pointed out, "a more serious consideration of the significance of "non-significant" results is overdue". We suggest that adaptive biases in offspring sex ratio of ungulates are likely very rare.

Acknowledgements

We thank D. Allainé, D. W. Coltman, S.D. Côté, T. Coulson, J.-Y. Georges, A.J.M. Hewison, A. Loison, A. Mysterud, D. Pontier, E. J. Solberg, and N.G. Yoccoz for critical comments and discussion of earlier drafts of the manuscript. The Ram Mountain bighorn sheep research is supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, Alberta Fish & Wildlife, the Université de Sherbrooke and the Rocky Mountain Elk Foundation. PB was supported by a scholarship from the French government and by the France-Québec co-supervision program.

Table 6. Model selection for the probability of producing a son by bighorn sheep ewes at Ram Mountain, Alberta.

| <i>Model</i> | <i>Deviance</i> | <i>df</i> | <i>Models</i> | <i>Difference</i> | <i>Difference</i> | <i>Chi square</i> | <i>p value</i> |
|-------------------------------------------------------------------------|-----------------|-----------|---------------|-------------------|-------------------|-------------------|----------------|
| 6a : (1) General model: $\text{Logit}(\text{sex}) = I^a + C * S$ | 226.793 | 158 | | | | | |
| (2) : (1) - C X S | 227.630 | 160 | (1) and (2) | 0.838 | 2 | 0.838 | 0.66 |
| (3) : (2) - C | 227.667 | 161 | (3) and (2) | 0.037 | 1 | 0.037 | 0.85 |
| (4) : (2) - S | 227.951 | 162 | (4) and (2) | 0.321 | 2 | 0.321 | 0.85 |
| Selected model : $\text{Logit}(\text{sex}) = \text{constant}$. | | | | | | | |
| 6b : (1) General model: $\text{Logit}(\text{sex}) = \text{BW}$ | 112.22 | 93 | | | | | |
| (2) : (1) - BW | 112.35 | 94 | (1) and (2) | 0.1287 | 1 | 0.1287 | 0.72 |
| Selected model : $\text{Logit}(\text{sex}) = \text{constant}$. | | | | | | | |
| 6c : (1) General model: $\text{Logit}(\text{sex}) = I^a + R * S$ | 233.259 | 165 | | | | | |
| (2) : (1) - R X S | 237.051 | 167 | (1) and (2) | 3.792 | 2 | 3.792 | 0.15 |
| (3) : (2) - R | 237.237 | 168 | (3) and (2) | 0.186 | 1 | 0.186 | 0.67 |
| (4) : (3) - S | 237.37 | 169 | (4) and (2) | 0.32 | 2 | 0.32 | 0.85 |
| Selected model : $\text{Logit}(\text{sex}) = \text{constant}$. | | | | | | | |

(6a) “C” : mass in mid-September (about 2 months before conception) minus mean mass of that ewe as an adult (n = 165 ewe-years, 78 ewes), (6b) “BW” : mean adult mass (n = 106 ewes), (6c) “R” : mass minus the mean mass of adult females that year (n = 172 ewe-years, 83 ewes). “S” : previous reproductive status ; “*” : A*B refers to the additive effects of the factors A and B as well as the interaction A X B. ^a “I” is the individual ewe, defined as a random term.

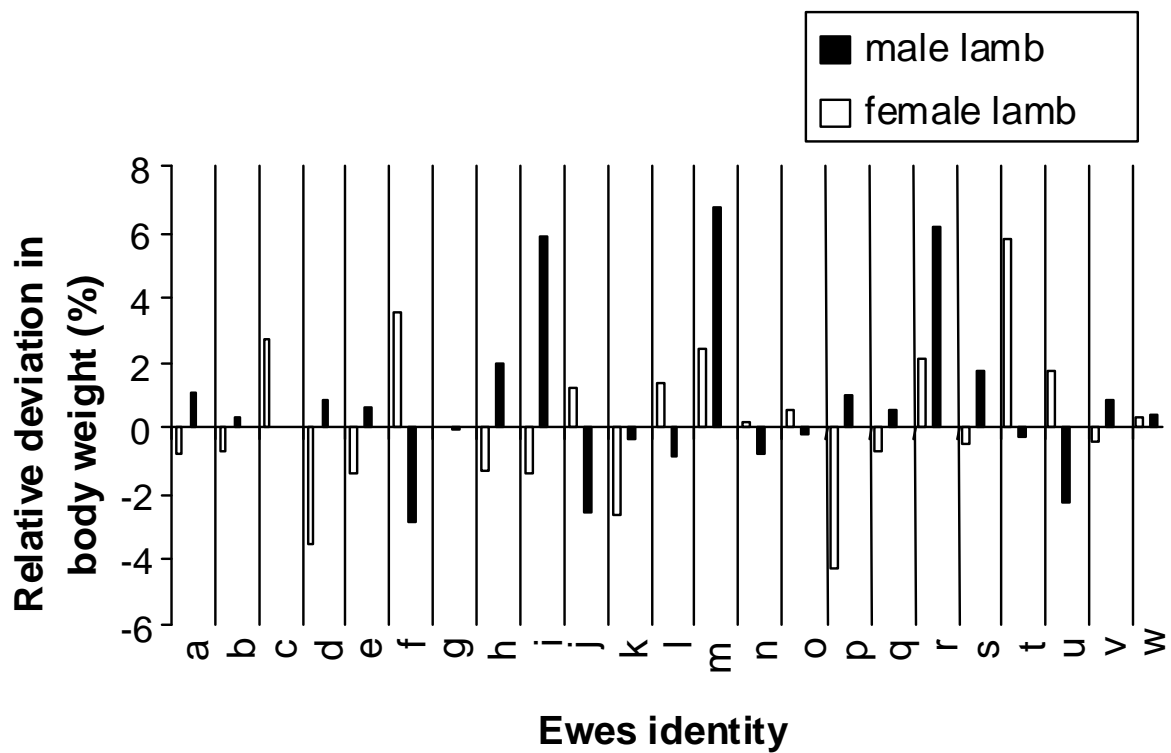


Figure 6

For bighorn ewes in the Ram Mountain population that produced at least 3 lambs (including at least one of each sex) at 6 to 10 years of age, the percent deviation from their average adult mass in mid-September according to the sex of the lamb born the following year. Black bars indicate male lambs and white bars indicate female lambs.

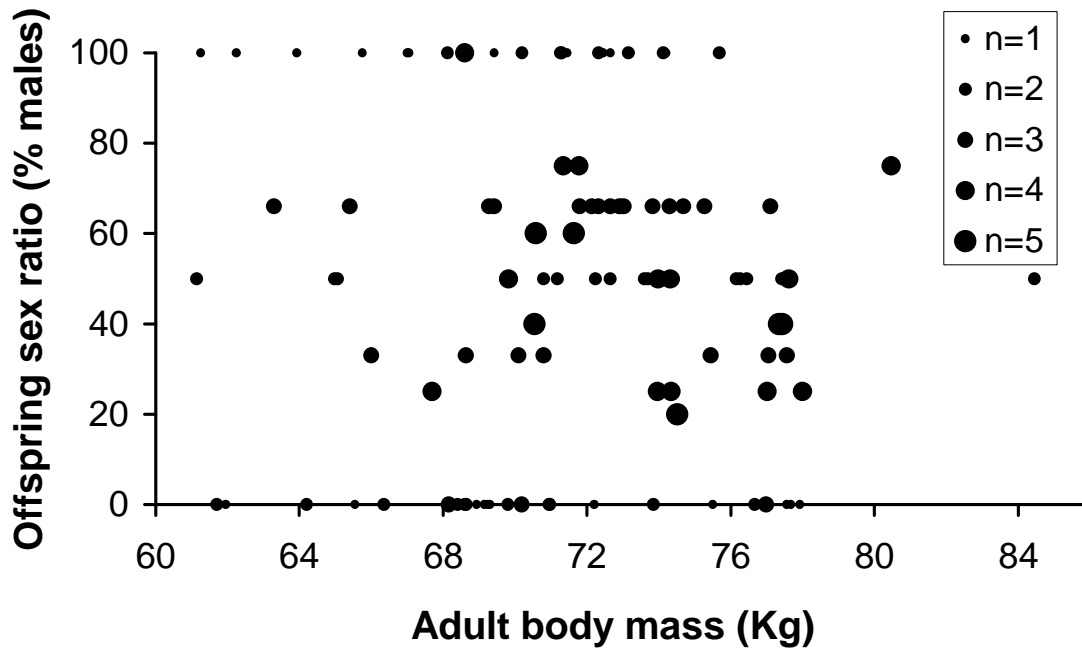


Figure 7

The average adult mass (“BW” in Table 6b) of bighorn ewes compared to the sex ratio of the lambs they produced at 6-10 years of age.

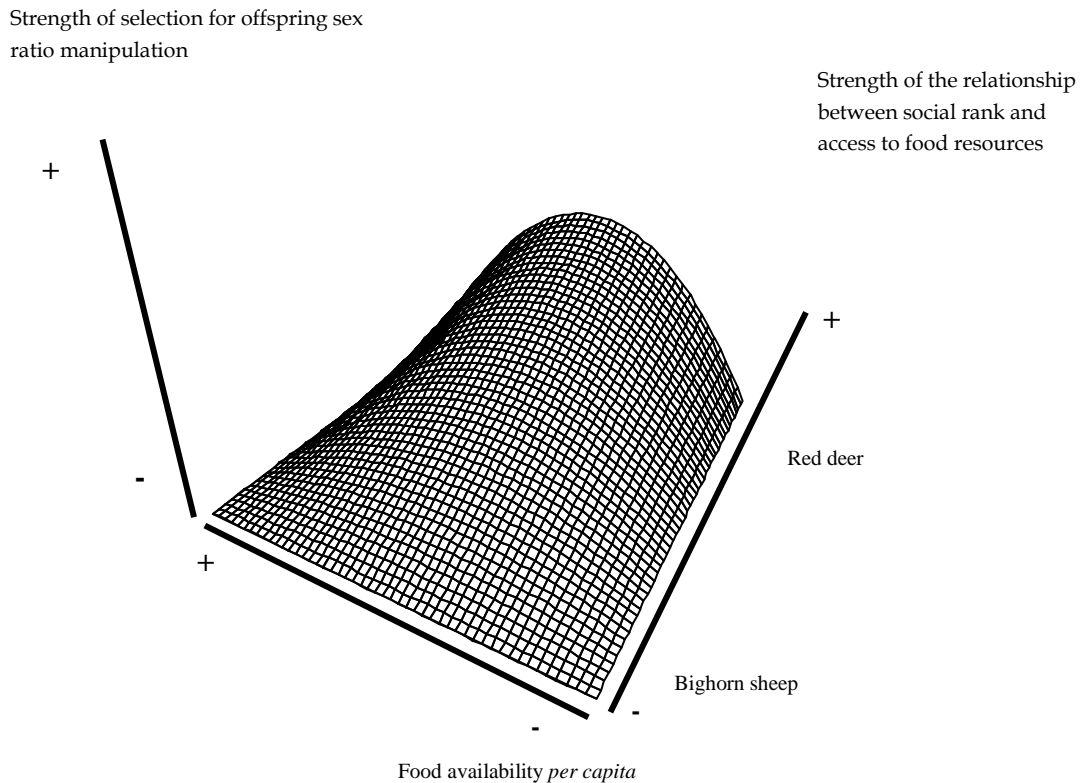


Figure 8

The selective advantage of offspring sex ratio manipulation may vary interspecifically according to how access to food is determined by social rank, and intraspecifically according to food availability. The y axis represents an interspecific gradient in the strength of the relationship between social rank and priority of access to resources. The exact position of a species along this axis will vary according to differences in resources distribution, because it may be easier for dominant females to monopolize resources in patchy than in uniform habitats. The x axis is a gradient of environmental quality (mediated through population density or weather) for a given species. Interfemale variability in the ability to provide maternal care should peak at moderate density, where natural selection may favor the ability to manipulate offspring sex in species like red deer, where social rank reflects individual relative condition. Above a certain density, absolute condition decreases even for the best females, weakening the selective pressure for male-biased offspring sex ratio. Adaptive manipulation of offspring sex ratio should be restricted to a very narrow range of species and environmental conditions.

Section IIb :

Maternal age is not a predominant determinant of progeny sex ratio variation in ungulates

A.J. Mark Hewison, Jean-Michel Gaillard, Pierrick Blanchard and
Marco Festa-Bianchet

Oikos 98(2):334-339

L'objectif de cet article est de **réfuter** une argumentation récemment publiée et selon laquelle les variations de sex ratio chez les ongulés seraient principalement explicables par l'effet de l'âge maternel sur ce paramètre. Nous montrons que cette idée est caduque aussi bien d'un point de vue théorique que purement empirique. La contribution du doctorant à cet article est majeure.

In a recent paper published in the Forum of Oikos, Saltz (2001) suggests that maternal age is the most common and predominant determinant of progeny sex ratio (PSR) among ungulates. He discusses this interpretation of the published data in the context of two hypotheses for adaptive variation in PSR, the Trivers and Willard model (Trivers & Willard, 1973) and the Local Resource Competition hypothesis (Clark, 1978). He states that it is his “opinion that in many cases PSR is determined by the age of the mother” and that failure to account for maternal age may explain the notable and quite numerous inconsistencies in patterns of offspring sex ratios between studies of the same species (Festa-Bianchet, 1996; Hewison et al., 1999a; Saltz, 2001). His central premise is that prime-age mothers produce predominantly male offspring while young and old mothers produce an excess of females and that this can be explained by a Trivers and Willard type effect.

Here we argue that this is not so, using three lines of reasoning. First, we show that there is no theoretical basis in the Trivers and Willard model for hypothesising that maternal age is a primary *determinant* (rather than simply a correlate) of PSR variation. Second, we review the literature on PSR of ungulates and show that patterns of age-related sex ratio variation do not agree with the central premise proposed by Saltz (2001) of a bell-shaped relationship between age and PSR. Finally, we question the logic of Saltz’s suggestion that age is a more reliable cue of a mother’s ability to provide care than environmental conditions at conception. We point out that it is not environmental conditions *per se* which are predicted to influence PSR under the Trivers and Willard model, but rather individual maternal condition *relative* to that of other mothers in the population (Trivers & Willard, 1973).

The Trivers and Willard model does not predict a deterministic relationship between progeny sex ratios and maternal age

Trivers and Willard assumed that mothers in good condition produce offspring in good condition while mothers in poor condition produce poor quality offspring, and that differences in offspring condition at the end of the period of maternal care are maintained through to adulthood. Based on these assumptions, they predicted that mothers in good condition relative to other mothers in the population should produce (or invest more in) sons because the lifetime reproductive success of sons increases with increasing condition much faster than that of females (assuming polygyny and an influence of male condition on the outcome of male-

male competition for oestrous females). Conversely mothers in relatively poor condition should produce (or invest more in) females as “an adult female in poor condition who produces a daughter will leave more surviving grandchildren than a similar female who produces a son” (Trivers & Willard, 1973). Two considerations are noteworthy with respect to this argument and in the light of the assertions of Saltz (2001).

First, the hypothesis is couched in terms of the individual and not, as Saltz often mistakenly supposes in his review, the population. The strategy of an individual mother under the Trivers and Willard model can only be predicted when her condition, or more strictly her capacity to provide maternal care, are known *relative* to that of other mothers in the population. Hence, for a given population, there should be an equilibrium point for maternal condition above which mothers produce sons and below which they produce daughters (see *e.g.* Clutton-Brock & Iason (1986)). Therefore, male-biased sex ratios at the population level, as in the example of the Asiatic wild ass (Saltz, 2001, pp. 377-79), cannot be linked to the predictions of the Trivers and Willard model, which makes no predictions about population sex ratio (see Frank (1990)) for a more detailed treatment of this problem). Indeed, Saltz later recognises that to understand patterns of sex ratio variation, we need “... in-depth knowledge of individual animal characteristics, population status, and environmental conditions ...” (Saltz, 2001, p.382).

Second, the Triver and Willard model makes predictions for an individual mother’s investment strategy as a function of her ability to provide maternal care. Trivers and Willard make no explicit mention and formulate no hypotheses concerning the potential *determining* influence of maternal age on the sex ratio of the progeny that she should produce. As such, we see no *a priori* justification for supposing a deterministic effect of maternal age on progeny sex ratios in ungulates. The assertion that “prime-age female Asiatic wild asses tend to produce male offspring in agreement with TWH (Trivers and Willard hypothesis)” (Saltz, 2001, p. 379) is ill founded as maternal age is not a *determinant* of PSR under the Trivers and Willard model (although it may be a correlate) (Trivers & Willard, 1973). While several authors have looked for a correlation between maternal age and PSR, they considered age as a proxy for a direct measure of maternal capacity to care (*e.g.* Burke & Birch (1995) “We analyzed the relationship of two indices of maternal condition with offspring sex: maternal age and mandibular fat” or Green & Rothstein (1991) “Measures of long term condition included age, birth date ...”). In some cases investigators used age in the absence of more

direct measures of maternal condition (*e.g.* Saltz & Rubenstein (1995), Saltz (1996)), assuming that primiparous mothers are in relatively poor body condition, as they have only reached around 80% of asymptotic body size (Georgiadis, 1985), while old mothers are also in relatively poor condition due to the effects of senescence (*e.g.* Mysterud et al. (2001)), possibly as a result of pronounced tooth wear reducing digestion efficiency (Skogland, 1988). Hence, a correlation between age and PSR may be hypothesised under the Trivers and Willard model if age is somehow related to maternal body condition, but this does not constitute a direct determining influence of age on PSR.

Maternal age does not determine progeny sex ratios in ungulates

We surveyed of the literature on the effects of maternal age on progeny sex ratio in ungulates, including those studies mentioned by Saltz (Saltz, 2001, p. 378 Table 6) plus some additional studies that he overlooked (Table 6). We specifically examined the agreement of the literature with the central premise of Saltz (2001), that prime-age mothers produce an excess of male offspring while young and old mothers produce more females. Our literature search shows that there is no support for this premise (Table 6). Of the 28 studies that we found which explicitly tested for an effect of maternal age on progeny sex ratios, only one (Saltz & Rubenstein, 1995) provided statistically significant support for such a “bell-shaped” pattern. One other study provided partial support but did not quantify the progeny sex ratio of old mothers (Wauters et al., 1995). We were unable to verify the conclusions of a further 2 studies in Table 1 of Saltz (2001) as we were unable to obtain the source references. Thus, in at least 24/28 (86%) of studies, there was no support for the “bell-shaped” pattern of age-related variation in progeny sex ratio described by Saltz (2001, p. 381).

In fact, there is little support in the literature for the suggestion that maternal age is a primary determinant of offspring sex ratios in ungulates - more than half the studies reviewed (16/28) that explicitly tested for maternal age effects on progeny sex ratio found none (Table 6). When patterns of age-related variation in PSR were detected, they were inconsistent. Among primiparous mothers, three studies described male-biased litters (Rutberg, 1986; Owen Smith, 1988; Green & Rothstein, 1991) while three others noted female-biased litters (Thomas et al., 1989; Saltz & Rubenstein, 1995; Wauters et al., 1995). Similarly, for old females, some studies found male-biased (Thomas et al., 1989; Côté & Festa-Bianchet,

2001b) others female-biased (Green & Rothstein, 1991; Saltz & Rubenstein, 1995) litters. Some authors described a general increase in PSR in the population with average maternal age (Alados & Escós, 1994; Kent, 1996), while others described a general decrease (Degayner & Jordan, 1987). Interpreting these findings within the context of the Trivers and Willard model seems extremely difficult, almost certainly because age is an imperfect proxy for primary determinants of PSR in ungulates such as maternal condition or social rank. Indeed, as Saltz (2001, p.379) himself points out, “maternal age is only weakly correlated with the mother’s present condition”.

Maternal condition is a reliable cue for investment capacity in most ungulates

In his recent paper, Saltz (2001) argues that maternal age is a primary determinant of ungulate progeny sex ratios because age is a reliable cue on which mothers can base their reproductive decisions at conception (*i.e.* sex ratio of the litter). He suggests that, in contrast, environmental conditions at conception do not provide a reliable cue for a mother’s capacity to provide care during peak reproductive effort, that is late gestation and early to mid-lactation (Oftedal, 1985), and so do not provide information on which sex of offspring to conceive (Saltz, 2001). As described above, however, the Trivers and Willard model predicts what sex of offspring individual mothers should conceive as a function of their capacity to provide care *relative* to other mothers in the population (Trivers & Willard, 1973). Hence, for maternal condition at conception to be a reliable cue for ability to provide maternal care during late gestation and lactation, mothers in good condition at rut *relative to other mothers in the population* must remain in good condition *relative to other mothers* during peak maternal investment. That is, although mothers in seasonal environments lose some body condition during seasons when resources are scarce, good condition mothers at conception should not become poor condition mothers by parturition, and poor condition mothers should not become good condition mothers – *relative* phenotypic quality of individuals should remain more or less constant. For most ungulates, this assumption is met as most are considered capital breeders (*sensu* Jönsson (1997)) where mothers rely on body reserves accumulated during periods of resource abundance to offset the costs of reproduction. Thus, the level of body reserves at conception should be a reliable cue of future condition and, hence, of ability to provide maternal care at and around birth. That progeny sex ratio has been reported to be

related to previous reproductive success (*e.g.* Bérubé et al. (1996) on bighorn sheep, Rutberg (1986) on bison, Owen Smith (1988) on white rhino) while reproductive effort is known to influence maternal condition at conception in several species (*e.g.* Festa-Bianchet et al. (1998) on bighorn, Clutton-Brock et al. (1983) on red deer, Cameron et al. (1993) on caribou) supports the premise that female ungulates of capital breeder species may use body reserves at conception as a cue for future condition.

Absolute environmental conditions may have an influence on whether those mothers in relatively good condition reach a threshold level where they have sufficient “extra” investment capacity available to produce high quality offspring of the sex with more variable reproductive success (generally males for polygynous ungulates) (see Byers & Moodie (1990) and Pélabon et al. (1995)). For example, dominant red deer mothers on the Isle of Rum were reported to produced more sons and subordinate mothers to produce more daughters (Clutton-Brock et al., 1986). Subsequent analysis revealed that this relationship holds during periods of favourable environmental conditions (low population density, low winter rainfall) only. During years of nutritional stress this pattern disappears, possibly due to sex-bias in foetal mortality (Kruuk et al., 1999). The authors concluded that adaptive bias in conception sex ratios related to variation in individual phenotypic quality may only occur under favourable environmental conditions. Thus, environmental conditions do not constitute the actual mechanism determining ungulate progeny sex ratios, rather “... the action of these (sex ratio determining) mechanisms depends on environmental conditions.” (Kruuk et al., 1999).

Conclusion

From both a theoretical and an empirical point of view, there is no support for the suggestion that maternal age is a primary determinant of offspring sex ratio in ungulates. Age may be in some cases a correlate of progeny sex ratio (although there are only a few documented cases where this is so, see Table 1), but only as a proxy for other maternal characteristics which do determine PSR, whether this be body condition and/or social rank. Finally, a Trivers-Willard type effect is only expected to occur when the three underlying assumptions of the model are fulfilled (Trivers & Willard, 1973). Empirical evidence from ungulates shows that in several species at least one of these assumptions does not hold (see Hewison & Gaillard (1999)). Thus, the use of this model to test for patterns of adaptive

variation in progeny sex ratios should probably be limited to those species of ungulates which are markedly polygynous.

Table 7. Relationship between maternal age and progeny sex ratios (PSR) in published studies of ungulate. We looked for support for the central premise of Saltz (2001), that prime-age mothers produce an excess of male offspring while young and old mothers produce more females (note that we include only those papers where the authors have specifically looked for maternal age effects on progeny sex ratios).

| Species | Support for Saltz (2001) ? | Relationship of maternal age and PSR | Reference | Notes and quotes |
|------------------------|----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Ovis aries</i> | No | Proportion of sons in population increases with increasing average age | (Kent, 1992; 1995; 1996) | Effect of average maternal age on population sex ratio ; no test of individual maternal age effects “ Our results do not support the hypothesis of an age-related increase in the proportion of investment in sons... ” (p. 976) |
| <i>Sus scrofa</i> | No | None (slope actually negative) | (Meikle et al., 1993) | No access to this publication |
| <i>Gazella gazella</i> | ? | ? | (Baharav, 1989) | Does not indicate that this species fits the bell-shaped pattern described by Saltz (2001) |
| <i>Gazella cuvieri</i> | No | Mothers producing sons older than those producing daughters | (Alados & Escós, 1994) | |
| <i>Ovis canadensis</i> | No | Proportion of daughters increases with ewe age | (Bérubé et al., 1996) | |
| <i>Bison bison</i> | No | Primiparous mothers produce male biased litters | (Rutberg, 1986) | These results are a “ ...potential discrepancy with the Trivers-Willard prediction... ” |
| | No | No age-related variation in PSR | (Wolff, 1988) | “ The sex ratio of calves born to 3-year old (primiparous) cows ... was not male biased ... ” |
| | No | Last calves of old mothers nearly always female, but mostly males born to 2 year-old mothers | (Green & Rothstein, 1991) | No consistent support for age-related variation in PSR |

| | | | | |
|-------------------------------|---------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Capreolus capreolus</i> | Partial | Adult mothers produced higher proportion of males (55%) than primiparous females (32%) | (Wauters et al., 1995) | No data on offspring sex ratios in old mothers |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | No | No indication of differences in average age between mothers producing sons or daughters for a given litter size | (Burke & Birch, 1995) | Not a good test of the Saltz bell-shaped model |
| | No | Percent males decreased with increasing age of the mother | (Degayner & Jordan, 1987) | Relationship weaker when maternal body weight controlled for |
| <i>Odocoileus hemionus</i> | No | No relationship observed | (Kucera, 1991) | Not a good test of the Saltz bell-shaped model |
| <i>Dama mesopotamica</i> | No | No significant relationship between PSR and maternal age (P=0.580) | (Saltz, 1996) | “Progeny sex ratio was not related to maternal age” |
| <i>Dama dama</i> | No | No effect of maternal age on PSR | (Birgersson, 1998b) | “... none of the observed birth sex ratios from different categories (ages) of mothers deviated from unity or from each other ” |
| <i>Cervus elaphus</i> | No | No effect of age on PSR | (Kohlmann, 1999) | “ I did not detect significant effects of maternal age on fetal sex ratios... ” |
| | No | Maternal age not related to PSR | (Kruuk et al., 1999) | “ ... effect of age and parity on sex ratio variation were rather inconclusive. ” p. 1334 |
| | No | No effect of age on PSR within any category of parity | (Kojola & Eloranta, 1989) | |
| <i>Rangifer tarandus</i> | No | No relation between PSR and maternal age | (Reimers & Lenvik, 1997) | |
| | No | Young mothers 1.5-4 yrs produced excess of females, but old (> 10 yrs) mothers produced excess of males | (Thomas et al., 1989) | Age-related patterns of offspring sex ratio not consistent between subspecies (Peary caribou and Baren-ground caribou) |
| <i>Equus hemionus</i> | Yes | Young and old mothers produced more females, prime-age mothers produced more males | (Saltz & Rubenstein, 1995) | No measure of maternal condition available |

| | | | | |
|----------------------------|----|---------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Equus zebra</i> | No | No significant relationship between PSR and maternal age ($P > 0.3$) | (Novellie et al., 1996) | No relationship at all in a second population |
| <i>Equus grevyii</i> | ? | ? | (Hayward, 1987) | No access to this publication |
| <i>Equus caballus</i> | No | No difference in PSR between primiparous and multiparous mothers | (Cameron et al., 1999) | |
| <i>Ceratotherium simum</i> | No | No relationship between PSR and maternal age | (Monard et al., 1997) | “ ... there was no suggestion that prime age females produced more males than young and old ones. ” |
| <i>Oreamnos americanus</i> | No | Young mothers produced an excess of males | (Owen Smith, 1988) | |
| <i>Oreamnos americanus</i> | No | Mothers < 6 yrs produced 70% daughters, old mothers (> 10 yrs) produced 25% daughters | (Côté & Festa-Bianchet, 2001b) | Age correlated with social rank |
| <i>Ammotragus lervia</i> | No | No relation of maternal age and PSR | (Cassinello & Gomendio, 1996) | “ No clear relation was found between maternal age and the likelihood of different types (litter size and sex ratio) of birth. ” |
| <i>Alces alces</i> | No | No relation of maternal age with PSR | (Nygren & Kojola, 1997) | “ ... the sex ratio did not depend on female age... ” |

Complément aux sections IIa et IIb :

La Saltza du démon darwinien

L'objectif du présent complément est double. Il s'agit d'une part d'approfondir le raisonnement proposé dans le cadre de la section **IIa** en tentant d'apporter des réponses aux interrogations que sa lecture pourrait susciter, et d'autre part, proposant comme point de départ la section **IIb**, mettre en relief l'idée maîtresse que le lecteur devrait retenir suite à ce deuxième chapitre, celle d'un modèle aux prédictions intéressant le niveau individuel mais au rôle fondamental, et trop souvent sous-estimé, des autres individus constituant la population.

L'extension du MTW proposée dans la section **IIa** permet d'expliquer l'hétérogénéité aussi bien inter qu'intra spécifique de la prédiction de ce modèle en relativisant son universalité. Loin d'être attendue pour l'ensemble des espèces dimorphiques et polygynes, la prédiction du MTW *per se* (voir introduction) requiert deux autres présupposés pour être vérifiée: un lien fort entre le rang social et la condition maternelle (et donc la qualité potentielle des soins maternels) via l'accès aux ressources, et un milieu de qualité intermédiaire. Avant de revenir quelque peu sur le second présupposé, je voudrais insister sur l'importance du premier. Une relation causale dirigée "rang-condition" me semble fondamentale à deux égards. D'une part, l'existence d'une telle relation favorisera, toute chose étant égale par ailleurs, l'émergence d'une variabilité inter femelles dans la condition, variabilité dont l'importance sera directement reliée à l'intensité de cette relation. "Variabilité" signifiant "potentiel de sélection", une telle population sera un milieu propice à l'émergence de la prédiction du MTW. Peu d'études, à ma connaissance, se sont intéressées à quantifier la variabilité inter femelles de la condition dans une population. Une étude, conduite à un niveau interspécifique et visant à relier ce paramètre à l'intensité de la relation rang-condition permettra d'avancer vers la validation de cet argument intuitif. La difficulté d'une telle étude réside dans la quantification de ces deux paramètres. En particulier, une mesure de variabilité inter femelles requiert de connaître l'âge des individus afin d'obtenir des données comparables. En outre, quantifier l'intensité de la relation rang-condition apparaît également problématique. Entreprendre une étude basée sur le niveau d'agression inter femelles pourrait constituer une première approche, nécessitant l'hypothèse de l'existence d'une corrélation entre le niveau d'agressivité dans une population et les bénéfices tirés à gagner, ou ne pas perdre, en hiérarchie.

La seconde raison pour laquelle l'existence d'une relation forte entre rang et condition m'apparaît comme indispensable à l'émergence de la prédiction du MTW est à mon avis de

loin la plus forte. Le pourquoi de l'importance de l'existence de cette relation qui donne à chaque femelle la connaissance (disons « connaissance évolutive ») de sa condition relativement aux autres femelles étant clairement explicite dans la section **IIa**, il n'est pas nécessaire que j'y revienne largement. Cependant, il me semble important d'insister sur le rôle de l'existence d'une hiérarchie qui ne saurait se résumer à un catalyseur aidant une détérioration du milieu à faire naître une hétérogénéité de condition inter femelles. Ainsi, à niveau de variabilité inter femelle suffisant et identique, deux espèces A, chez qui le rang social, s'il existe, n'a pas de répercussions sur la condition, et B, chez qui une femelle de rang supérieur est également de condition supérieure via un accès préférentiel aux ressources, sont à mes yeux loin d'être équivalentes en terme de probabilité d'occurrence d'une variabilité adaptative de la sexe ratio. Si les présupposés du MTW sont vérifiés pour A et B, la confirmation de la prédiction de ce modèle ne pourra exister que pour B.

En plus de proposer un présupposé supplémentaire ayant trait aux relations sociales, l'hypothèse décrite dans la section **IIa** souligne également l'importance des conditions environnementales dans la probabilité, chez une espèce vérifiant les *quatre* présupposés du MTW, d'en voir confirmée la prédiction. Si l'accroissement de cette probabilité lors d'un passage de conditions environnementales excellentes à intermédiaires semble intuitif et pour le moins justifié dans la section, des arguments peuvent être avancés contre la prédiction d'une baisse de la probabilité d'occurrence d'une variation adaptative de la sexe ratio lorsque les conditions continuent de se dégrader. En effet, quelle que soit la qualité du milieu, on peut dans un premier temps penser qu'il existera toujours une pression de sélection pour que les femelles qui sont en meilleure condition produisent des mâles. Soit. Cependant, comme mentionné en introduction de ce travail, de nombreuses études ont montré l'existence d'une masse corporelle « seuil » conditionnant l'entrée en reproduction, en particulier pour les femelles primipares (Gaillard et al., 2000b). En dessous de ce seuil, le coût à payer en terme de survie ou de reproductions suivantes serait trop important : choisir de se reproduire serait un mauvais « calcul évolutif ». Cela insiste à nouveau sur le fait que les organismes vivants sont des entités *contraintes*, dont l'existence même impose des compromis. Dans le cas des espèces dimorphiques, il semble raisonnable d'admettre qu'un tel seuil existe également en terme de poids minimal pour la conception cette fois d'un fœtus mâle. Arnbohm et al. (1994) ont ainsi montré que non seulement un seuil de 300 kg était requis pour qu'une femelle éléphant de mer (*Mirounga leonina*) se reproduise, mais que le seuil supérieur de 380 kg

devait être acquis pour que cette dernière puisse produire un mâle. Au fur et à mesure que les conditions se dégradent, on peut raisonnablement penser que de moins en moins de femelles pourront atteindre *ces* seuils, *a fortiori* dans la mesure où, minimisant les risques résultant d'une telle dégradation du milieu, ces seuils sont susceptibles d'augmenter (voir le complément à la section **Ia**). Certes, on peut alors penser qu'une pression de sélection en faveur de la production d'un mâle pourra exister sur la proportion de femelles pouvant encore se le permettre. Cependant, la probabilité d'occurrence d'une variation adaptative de la sex ratio *par femelle* (et c'est bien là le niveau de prédiction du MTW), aura bel et bien diminué par rapport à la situation d'un milieu plus favorable dans lequel toutes les femelles pouvaient encore se permettre le «choix» du sexe de leur(s) jeune(s). Ainsi, le nombre de jeunes de sexe déterminé par des pressions relevant du modèle de TW aura diminué. Autrement dit, la condition absolue d'une femelle détermine si cette dernière est dans la course à la sélection, auquel cas sa condition relative entre en scène.

Rappelons que ces conditions (relative et absolue) sont celles au moment de la conception. Un choix optimal du sexe du jeune implique qu'elles perdurent tout au long des soins maternels. Il est facilement concevable que ce soit le cas en ce qui concerne la condition relative, autrement dit le rang social; ou alors, s'il évolue, il est probable que ce sera de façon prévisible (changement de statut de reproduction (Cassinello, 1995), âge plus avancé (Côté, 2000) ...). En revanche, l'importance de la corrélation entre la condition à la conception et les capacités de soins maternels lors de la lactation (phase la plus demandeuse en énergie (Loudon & Kay, 1984)), autrement dit la condition absolue, pourra dépendre de la position de l'espèce considérée sur le gradient « capital breeder – income breeder » (voir introduction). Pour des espèces « capital breeder » telles le mouflon (Festa-Bianchet et al., 1998), il est raisonnable d'admettre que la condition au moment de la conception constitue par définition un excellent indice des capacités ultérieures d'investissement maternel. Plus généralement, il me semble intéressant de proposer que la variation adaptative de la sex ratio a certainement pu évoluer plus facilement chez les « capital breeders » comparativement aux « income breeders ».

Le raisonnement précédent considérant la notion de seuil est à rapprocher des conséquences de la dégradation du milieu sur les patrons d'investissement maternel. Alors que Byers & Moodie (1990) proposaient que les femelles d'espèces à effort de reproduction

important ne pouvaient se permettre un surplus d'investissement dans les jeunes mâles, ce qui rendait caduque la prédiction du MTW, Pélabon et al. (1995) ont montré que cette hypothèse, non vérifiée au niveau interspécifique, pouvait néanmoins demeurer pertinente au niveau intraspécifique. Il a en effet déjà été reporté que, suite à la baisse du poids des fœtus / jeunes mâles, le dimorphisme sexuel de masse corporelle était réduit lorsque les conditions devenaient défavorables (Robertson et al., 1992), ce qui traduisait une diminution de la différence de l'investissement maternel entre les sexes, alors que les dépenses maternelles augmentaient (Pélabon et al., 1995). Lorsque le milieu se dégrade, il est donc raisonnable de penser que tout investissement supplémentaire en faveur du jeune mâle, possible lors de conditions favorables, devienne alors trop coûteux.

Il est donc raisonnable de penser que dans ces conditions très défavorables, les pressions de sélection du MTW concernent de moins en moins de femelles.

Il me semble indispensable d'insister sur le point suivant. Il serait inexact de voir dans la diminution nette de la sex ratio globale de la population constatée chez plusieurs espèces lorsque les conditions (densité ou météo) se dégradent (Kruuk et al., 1999, A. Mysterud (comm. pers.)) une justification de la décroissance de la probabilité d'occurrence d'une variation adaptative de la sex ratio proposée dans le cadre de la section **IIa** lorsque les conditions environnementales suivent la même évolution. Cet amalgame puiserait sa justification dans l'idée erronée qu'une variation adaptative de la sex ratio selon le MTW se traduit par un biais de celui-ci au niveau de la population, ce qui est absolument inexact, ce modèle intéressant exclusivement le niveau de l'individu. La répercussion de ce modèle sur la sex ratio de la population devrait être perçue comme une simple conséquence, aux intérêts directs limités dans le cadre de considérations d'ordre théorique, dépendante de la «structure en condition» de la population, elle-même tributaire des caractéristiques de l'espèce étudiée (structure en âge, organisation sociale...) et du milieu dans lequel la population considérée évolue. Autrement dit, la sex ratio équilibrée obtenue chez le cerf élaphe dans des conditions environnementales défavorables ne doit en aucun cas être perçue comme preuve de la non occurrence de la prédiction du MTW dans ces conditions ; cette remarque restant bien entendu valable dans un cadre plus général. En revanche, il semble légitime de penser que cette chute de la sex ratio, certainement due à des avortements (probablement non adaptatifs) des fœtus mâles traduit le fait qu'un moins grand nombre de femelles auront atteint la masse

seuil «absolue» nécessaire à la mise en marche du processus du MTW et de son extension proposée dans le cadre de la section **IIa**, au niveau individuel.

Abordons à présent le second objectif de ce complément. Il n'est pas ici question de revenir en détail sur les arguments développés dans le cadre de la section **IIb**, mais de dénoncer plus généralement une vision «statique» souvent adoptée dans le cadre des études portant sur les variations adaptatives de la sex ratio. Ce genre de «raisonnement» considère trop souvent l'individu hors du cadre dans lequel il évolue (milieu comme congénères), ce qui conduit facilement à des conclusions erronées. L'article original de Trivers et Willard insiste lourdement sur l'importance de la condition *relative* d'une femelle par rapport aux autres femelles de la population : ce paramètre, fondamental, constitue d'ailleurs la clef de voûte à l'extension de ce modèle proposée dans la section **IIa**. Déduire d'une distribution en parabole de la condition des femelles en fonction de leur âge au sein d'une population une distribution similaire de la sex ratio de la descendance de ces femelles, comme proposé par Saltz (2001), constitue un exemple d'une conclusion erronée née d'une sous-estimation de l'importance de cette notion fondamentale. En effet, la logique constituant à attribuer une condition corporelle définie et *donc* une sex ratio optimale à une femelle d'âge donné est à proscrire. Je ne partage donc pas la conclusion de Saltz selon laquelle l'absence d'une cohorte donnée dans une population résultera logiquement en un biais de sex ratio de direction prévisible, les autres femelles continuant à produire des jeunes du sexe déterminé exclusivement par leur âge et donc leur condition *absolue*. Je pense davantage qu'un tel événement aura pour conséquences, par définition, une redistribution de la place relative de chaque femelle dans la population compte tenu de sa condition, et donc une redistribution des sex ratios optimales pour chacune des femelles. Autrement dit, en raisonnant par exemple dans le cas d'une absence d'une cohorte «prime age», il pourra devenir avantageux de produire un mâle à partir d'une condition absolue moindre (mais restant bien entendu supérieure à un seuil donné), mais pour une condition relative pouvant être similaire.

Il me semble que cette même vision «statique» des phénomènes de sélection de sex ratio hante les études réalisées à ce sujet dans les parcs zoologiques (Glatston, 1997). S'il peut apparaître comme légitime de s'interroger sur la pertinence éventuelle de l'utilisation de ces structures aux avantages certains dans le cadre de la recherche fondamentale, les conclusions

tirées de telles études doivent l'être avec beaucoup de précautions lorsqu'elles concernent des questions d'ordre évolutif et non simplement physiologique (Faust & Thompson, 2000). Limitons-nous au cas du MTW. Il semble raisonnable de penser que les présupposés du modèle, vérifiés pour une espèce donnée, sont probablement rendus caduques chez cette même espèce évoluant dans un tel cadre où l'homme intervient non seulement dans l'alimentation (affaiblissant de ce fait les deux premiers présupposés du modèle) mais également dans la reproduction (rendant fragile le troisième). La relation qui pouvait exister *in natura* chez cette espèce entre le rang des femelles et leur condition, présupposé supplémentaire au MTW proposé dans la section **IIa**, n'existe en outre probablement plus compte tenu de la priorité que constitue le maintien en bonne condition de ces animaux pour les responsables de tels établissements répondant à la pression du public. Dans ces conditions, tester la prédiction du MTW chez ces animaux équivaldrait à peu de choses près à étudier le chant territorial d'oiseaux en cage. Dans la mesure où les conséquences du sexe du jeune sur la valeur sélective des femelles captives sont négligeables, une éventuelle déviation de la sex ratio en fonction de la condition des mères dans le sens prévu par le MTW pourrait être interprétée soit comme un aléas physiologique, qu'il pourrait être intéressant d'étudier hors de tout cadre évolutif, soit, au même titre que ce que Byers (1997) appelait les fantômes de la prédation, être interprétée comme la manifestation des «fantômes de Trivers et Willard».

CONCLUSION
GENERALE

Ce travail dans sa globalité et plus spécifiquement le second chapitre a permis de souligner l'intérêt des grands mammifères et des ongulés en particuliers dans ce type de considérations. Ceci principalement pour deux raisons. D'une part, la réalisation d'études longitudinales présentant les mêmes individus sous différentes pressions environnementales, rendues envisageables par la durée de vie des animaux considérés, me semble constituer une base incontournable, lorsque secondée par des outils statistiques adaptés, pour tester des théories ayant trait au rôle de la condition corporelle dans les tactiques de reproduction. Je pense que les mesures de condition utilisées dans le cadre de la section **IIa** rendent clairement compte de cet avantage. D'autre part, la grande variabilité des habitats, organisations sociales et traits d'histoire de vie intrinsèques aux espèces et populations d'ongulés, constitue un formidable « terrain de jeu » pour scientifiques en quête de mises à l'épreuve de théories existantes ou de formulation de nouvelles idées. Là encore, la section **IIa** en constitue un bon exemple. En particulier, la mise en évidence de l'absence de la vérification du MTW chez le bighorn a conduit à la formulation d'une nouvelle hypothèse élaborée à partir de la comparaison des systèmes d'organisation sociale des différentes espèces pour lesquelles des données existaient. Ces considérations d'ordre interspécifique vont également nous permettre de conclure ce travail en soulignant le lien fort existant entre les deux chapitres de celui-ci.

Le second chapitre se proposait de tester le MTW chez une espèce vérifiant les trois présupposés du modèle. L'hypothèse de la nécessité d'une relation forte entre le rang social et la condition de la mère pour l'existence de la prédiction du MTW, rend caduque l'idée trop généralement admise que dimorphisme sexuel et polygynie impliquent à eux seuls que ce modèle soit à l'œuvre. Je pense cependant que le charme et l'immense plausibilité de ce modèle ne doivent pas reléguer au second plan ce qui est vrai dans le cas de toute activité de modélisation : la probabilité d'occurrence de la prédiction d'un modèle dépend de l'intensité avec laquelle ses présupposés sont vérifiés. La solidité d'une chaîne n'est autre que celle de son maillon le plus faible. Il est clair que le premier présupposé du MTW n'est que faiblement vérifié chez cette espèce. La masse de la mère n'a que peu d'influence sur celle du jeune au moment du sevrage. Il en résulte que la prédiction du MTW est *moins* attendue que ce qu'elle peut être chez d'autres espèces. Il est alors intéressant de prendre du recul par rapport au MTW et de replacer cette constatation dans la théorie générale des traits d'histoire de vie. Le premier chapitre de ce travail, ainsi que la première partie de l'introduction qui lui était

associée, ont clairement mis en évidence la tactique “égoïste” des femelles bighorns. Un faible investissement maternel fait partie intégrante de cette tactique : les femelles ne sèvrant pas de jeunes plus lourds lorsqu’elles pourraient pourtant se le permettre. Diverses études portant sur plusieurs espèces ont montré que les bighorns se distinguaient par un effort reproducteur parmi les plus faible des ongulés (Robbins & Robbins, 1979; Byers & Hogg, 1995) et il est probable que cette caractéristique soit répandue au sein des ovins (Clutton-Brock et al., 1996; Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998). L’effort de reproduction est encore réduit à forte densité dans le cas des bighorns (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998). Ces constatations peuvent apparaître d’autant plus contre-intuitives qu’il a clairement été démontré que la valeur sélective des jeunes pouvait être influencée par l’investissement maternel (lorsque la densité est prise en compte) : le poids au moment du sevrage influence en effet le poids à l’âge de se reproduire pour les deux sexes (Festa-Bianchet et al., 1996; Festa-Bianchet et al., 2000) et donc la longévité et le succès reproducteur (Bérubé et al., 1999) ainsi que les coûts de reproduction pour les brebis (Festa-Bianchet et al., 1998); le poids au sevrage influençant également la taille des cornes (Festa-Bianchet et al., 2000) et donc le succès reproducteur des mâles (Coltman et al., 2001). Ces conditions ne manqueront pas de faire naître un conflit parent/jeune (Trivers, 1974) : alors que chez cette espèce vérifiant clairement les deux seconds présupposés du MTW, la valeur sélective du jeune, *et donc de la mère à l’échelle de l’événement de reproduction en cours*, est directement tributaire de l’investissement maternel, la mère, estimant son intérêt ailleurs, opte pour une tactique différente, et peut-être moins intuitive pour nous, de celle d’une maximisation de chaque effort de reproduction. On peut alors proposer que les mères passent outre la potentialité de maximiser leur valeur sélective autrement qu’en poursuivant ce qui semble constituer leur unique objectif : survivre.

BIBLIOGRAPHIE

- AITKEN, R.J. 1975. Cementum layers and tooth wear as criteria for ageing roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool.* 175: 15-28.
- ALADOS, C.L. & J.M. ESCOS. 1994. Variation in the sex ratio of a low dimorphic polygynous species with high levels of maternal reproductive effort: Cuvier's gazelle. *Ethol. Ecol. Evol.* 6: 301-311.
- ALBON, S.D., B. MITCHELL & B.W. STAINES. 1983. Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.*: 969-980.
- ALBON, S.D. & R. LANGVATN. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos.* 65: 502-513.
- ALEXANDER, R.D., J.L. HOOGLAND, R.D. OOWARD, K.N. NOOWAN & P.W. SHERMAN. 1979. Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates and humans. In: *Evolutionary biology and human social behaviour: An anthropological perspective*. Chagnon, N.A. & W. Iron ed. Duxbury Press, Massachusetts. pp. 402-435.
- ALTMANN, J. 1973. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour.* XLIX: 227-267.
- ALTMANN, J., G. HAUSFATER & S.A. ALTMANN. 1988. Determinants of reproductive success in savannah baboons, *Papio cynocephalus*. In: *Reproductive success*. T.H. Clutton-Brock ed. University of Chicago Press. pp. 403-428.
- ARNBOM, T., M.A. FEDAK & P. ROTHERY. 1994. Offspring sex ratio in relation to female size in southern elephant seals, *Mirounga leonina*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 373-378.
- ASADA, M. & K. OCHIAI. 1999. Nitrogen content in feces and the diet of Sika deer on the Bose Peninsula, central Japan. *Ecol. Res.* 14: 249-253.
- BAHARAV, D. 1989. The dynamics of mountain gazelle in Israel. Nature Reserves Authority, Israel.
- BAKER, D.L. & N.T. HOBBS. 1987. Strategies of digestion: digestive efficiency and retention time of forage diets in montane ungulates. *Can. J. Zool.* 65: 1978-1984.

- BARRETTE, C. & D. VANDAL. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour*. 97: 118-146.
- BASSANO, B. & P.P. MUSSA. 1998. Le syndrome de sous-nutrition chez les ruminants sauvages: une synthèse bibliographique. *Gibier Faune Sauvage*. 15: 189-209.
- BERTEAUX, D., M. CRETE, J. HUOT, J. MALTAIS & J.-P. OUELLET. 1998. Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet - a field experiment. *Oecologia*. 115: 84-92.
- BERUBE, C.H., M. FESTA-BIANCHET & J.T. JORGENSEN. 1996. Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol*. 7: 60-68.
- BERUBE, C.H. 1997. Les stratégies d'adaptation vitale chez les brebis du mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*): la reproduction en fonction de l'âge. Thèse, Université de Sherbrooke.
- BERUBE, C.H., M. FESTA-BIANCHET & J.T. JORGENSEN. 1999. Individual differences, longevity and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology*. 80: 2555-2565.
- BIRGERSSON, B. & K. EKVALL. 1997. Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behav. Ecol*. 8: 493-499.
- BIRGERSSON, B. 1998a. Male-biased maternal expenditure and associated costs in fallow deer. *Behav. Ecol. Sociobiol*. 43: 87-93.
- BIRGERSSON, B. 1998b. Adaptive adjustment of the sex ratio : more data and considerations from a fallow deer population. *Behav. Ecol*. 9: 404-408.
- BIRGERSSON, B., M. TILLBOM & K. EKVALL. 1998. Male-biased investment in fallow deer - an experimental study. *Anim. Behav* 56: 301-307.
- BJORNDAL, K.A., A.B. BOLTEN & J.E. MOORE. 1990. Digestive fermentation in herbivores: effect of food particle size. *Physiol. Zool*. 63: 710-721.
- BLANC, F. & M. THERIEZ. 1998. Effects of stocking density on the behaviour and growth of farmed red deer. *Appl. Anim. Behav. Sci*. 56: 297-307.

- BOERTJE, R.D. 1990. Diet quality and intake requirements of adult female caribou of the denali Herd, Alaska. *J. Appl. Ecol.* 27: 420-434.
- BON, R., J. JOACHIM & M.L. MAUBLANC. 1995. Do lambs affect feeding habitat use by lactating female mouflons in spring in areas free of predators. *J. Zool.* 235: 43-51.
- BOVAL, M., J.L. PEYRAUD, A. XANDE, G. AUMONT, O. COPPRY & G. SAMINADIN. 1996. Evaluation of fecal indicators to predict digestibility and voluntary intake of *Dichanthium* sp by Cattle. *Ann. Zootech.* 45: 121-134.
- BREUER, K., P.H. HEMSWORTH, J.L. BARNETT, L.R. MATTHEWS & G.J. COLEMAN. 2000. Behavioural response to humans and the productivity of commercial dairy cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 66: 273-288.
- BROUK, M. & R. BELYEA. 1993. Chewing activity and digestive responses of cows fed alfalfa forages. *J. Dairy Sci.* 76: 175-182.
- BROWN, R.D., E.C. HELLGREN, M. ABBOTT, D.C. RUTHVEN & R.L. BINGHAM. 1995. Effects of dietary energy and protein restriction on nutritional indices of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 59: 595-609.
- BUNNELL, F.L. 1982. The lambing period of mountain sheep: synthesis, hypotheses, and tests. *Can. J. Zool.* 60: 1-14.
- BURKE, R.L. & J.M. BIRCH. 1995. White-tailed deer vary offspring sex-ratio according to maternal condition and age. *Ecol. Res.* 10: 351-357.
- BYERS, J.A. & J.D. MOODIE. 1990. Sex-specific maternal investment in pronghorn, and the question of a limit on differential provisioning in ungulates. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26: 157-164.
- BYERS, J.A. & J.T. HOGG. 1995. Environmental effects on prenatal growth rate in pronghorn and bighorn - Further evidence for energy constraint on sex-biased maternal expenditure. *Behav. Ecol.* 6: 451-457.
- BYERS, J.A. 1997. American Pronghorn. Social adaptation and the ghosts of predators past. University of Chicago Press. pp. 300.

- CALEY, M.J. & T.D. NUDDS. 1987. Sex-ratio adjustment in *Odocoileus*: does local resource competition play a role? *Am. Nat.* 129: 452-457.
- CAMERON, E.Z., W.L. LINKLATER, K.J. STAFFORD & C.J. VELTMAN. 1999. Birth sex ratios relate to mare condition at conception in Kaimanawa horses. *Behav. Ecol.* 10: 472-475.
- CAMERON, E.Z. & W.L. LINKLATER. 2000. Individual mares bias investment in sons and daughters in relation to their condition. *Anim. Behav.* 60: 359-367.
- CAMERON, E.Z. & W.L. LINKLATER. 2002. Sex bias in studies of sex bias : the value of daughters to mothers in poor condition. *Anim. Behav.* 63: F5-F8.
- CAMERON, R.D., W.T. SMITH, S.G. FANCY, K.L. GERHART & R.G. WHITE. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Can. J. Zool.* 71: 480-486.
- CARRANZA, J. 2002. What did Trivers and Willard really predict? *Anim. Behav.* 63: F1-F3.
- CASSINELLO, J. 1995. Factors affecting female social rank in *Ammotragus*. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 45: 175-180.
- CASSINELLO, J. & M. GOMENDIO. 1996. Adaptive variation in litter size and sex ratio at birth in a sexually dimorphic ungulate. *Proc. R. Soc., B.* 263: 1461-1466.
- CHADWICK, D.H. 1983. A beast the color of winter. Sierra Club Books, San Francisco. pp. 208.
- CHAN-MCLEOD, A.C.A., R.G. WHITE & D.E. RUSSELL. 1999. Comparative body composition strategies of breeding and nonbreeding female caribou. *Can. J. Zool.* 77: 1901-1907.
- CHOQUENOT, D. 1991. Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology.* 72: 805-813.
- CLARK, A.B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163-165.

- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1981. Parental investment in male and female offspring in polygynous mammals. *Nature* 289: 487-489.
- CLUTTON-BROCK, T.H., F.E. GUINNESS & S.D. ALBON. 1982a. Red deer: behavior and ecology of two sexes. University of Chicago, Chicago. pp 378.
- CLUTTON-BROCK, T.H., G.R. IASON, S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1982b. Effects of lactation on feeding behaviour and habitat use in wild Red deer hinds. *J. Zool.* 198: 227-236.
- CLUTTON-BROCK, T.H., F.E. GUINNESS & S.D. ALBON. 1983. The costs of reproduction to red deer hinds. *J. Anim. Ecol.* 52: 367-383.
- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1984a. Maternal dominance, breeding success and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- CLUTTON-BROCK, T.H., F.E. GUINNESS & S.D. ALBON. 1984b. Individuals and populations: the effects of social behaviour on population dynamics in deer. *Proc. R. Soc., B.* 82: 275-290.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1985. Birth sex ratios and the reproductive success of sons and daughters. In : *Evolution: Essays in honour of John Maynard Smith*. M. Slatkin ed. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 221-236.
- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1985. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. *Nature* 313: 131-133.
- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1986. Great expectations: dominance, breeding success & offspring sex ratios in red deer. *Anim. Behav* 34: 460-471.
- CLUTTON-BROCK, T.H. & G.R. IASON. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Q. Rev. Biol.* 61: 339-374.
- CLUTTON-BROCK, T.H., M. MAJOR, S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1987. Early development and population dynamics in red deer. I. Density-dependant effects on juvenile survival. *J. Anim. Ecol.* 56: 53-67.

- CLUTTON-BROCK, T.H., S.D. ALBON & F.E. GUINNESS. 1988. Reproductive success in male and female red deer. In : Reproductive success. T.H. Clutton-Brock ed. University of Chicago Press, Chicago. pp. 325-343.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. The evolution of parental care. Princeton University Press, Princeton. pp 352.
- CLUTTON-BROCK, T.H., I.R. STEVENSON, P. MARROW, A.D. MACCOLL, A.I. HOUSTON & J.M. MCNAMARA. 1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay Sheep. *J. Anim. Ecol.* 65: 675-689.
- COLTMAN, D.W., M. FESTA-BIANCHET, J.T. JORGENSEN & C. STROBECK. 2001. Age-dependent sexual selection in bighorn rams. *Proc. R. Soc., B.* 269: 165-172.
- CONRADT, L. 1998. Could asynchrony in activity between the sexes cause intersexual social segregation in ruminants? *Proc. R. Soc., B.* 265: 1359-1363.
- CONRADT, L., T.H. CLUTTON-BROCK & F.E. GUINNESS. 1999. Lifetime reproductive success in relation to habitat use in female red deer. *Oecologia.* 120: 218-224.
- COOK, R.C., D.L. MURRAY, J.G. COOK, P. ZAGER & S.L. MONTFORT. 2001. Nutritional influences on breeding dynamics in elk. *Can. J. Zool.* 79: 845-853.
- COTE, S. & M. FESTA-BIANCHET. 2001a. Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia.* 127: 230-238.
- COTE, S.D., J.A. SCHAEFER & F. MESSIER. 1997. Time budgets and synchrony of activities in muskoxen - the influence of sex, age, and season. *Can. J. Zool.* 75: 1628-1635.
- COTE, S.D. 1998. In vitro digestibilities of summer forages utilized by the riviere George caribou herd. *Arctic.* 51: 48-54.
- COTE, S.D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determination of rank. *Behaviour.* 137: 1541-1566.

- COTE, S.D. & M. FESTA-BIANCHET. 2001b. Offspring sex ratio in relation to maternal age and social rank in mountain goats (*Oreamnos americanus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 49: 260-265.
- COULSON, T., S.D. ALBON, F.E. GUINNESS, J.M. PEMBERTON & T.H. CLUTTON-BROCK. 1997. Population substructure, local density and calf winter survival in red deer. Ecology. 78: 852-863.
- CSADA, R.D., P.C. JAMES & R.H.M. ESPIE. 1996. The "file drawer problem" of non-significant results: does it apply to biological research? Oikos. 76: 591-593.
- DEGAYNER, E.J. & P.A. JORDAN. 1987. Skewed fetal sex ratios in white-tailed deer : evidence and evolutionary speculations. In : Biology and Management of the Cervidae. C.M. Wemmer ed. Smithsonian Institution Press. pp. 178-188.
- DEMMENT, M.W. & P.J. VAN SOEST. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminants and non ruminants herbivores. Am. Nat. 122: 641-672.
- DITCHKOFF, S.S., E.R. WELCH, R.L. LOCHMILLER, R.E. MASTERS & W.R. STARRY. 2001. Age-specific causes of mortality among male white-tailed deer support mate-competition theory. J. Wildl. Manage. 65: 552-559.
- DITTUS, W.P.J. 1998. Birth sex ratio in toque macaques and other mammals : integrating the effects of maternal condition and competition. Behav. Ecol. Sociobiol. 44: 149-160.
- DOMINGUE, B.M.F., D.W. DELLOW & T.N. BARRY. 1991a. Voluntary intake and rumen digestion of low-quality roughage by goats and sheep. J. Agric. Sci. 117: 111-120.
- DOMINGUE, B.M.F., D.W. DELLOW & T.N. BARRY. 1991b. The efficiency of chewing during eating and ruminating in goats and sheep. Br. J. Nutr. 65: 355-363.
- DREW, H.D. 1970. Determination of total nitrogen. In : The analytical chemistry of nitrogen and its compounds. P.R. Averell ed. Wiley-Intersciences, New York. pp. 1-27.
- EBERHARDT, L.L. 1985. Assessing the dynamics of wild population. J. Wildl. Manage. 49: 997-1012.

- ECCLES, T.R. & D.M. SHACKLETON. 1986. Correlates and consequences of social status in females bighorn sheep. *Anim. Behav* 34: 1392-1401.
- FAUST, L.J. & S.D. THOMPSON. 2000. Birth sex ratio in captive mammals: patterns, biases, and the implications for management and conservation. *Zoo Biol.* 19: 11-25.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988a. Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Anim. Behav* 36: 1445-1454.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988b. Seasonal range selection in bighorn sheep: conflict between forage quality, forage quantity and predator avoidance. *Oecologia.* 75: 580-586.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988c. Birthdate and survival of bighorn lambs. *J. Zool.* 214: 653-661.
- FESTA-BIANCHET, M. 1988d. Age-specific reproduction of bighorn ewes in Alberta, Canada. *J. Mammalogy* 69: 157-160.
- FESTA-BIANCHET, M. 1989. Individual differences, parasites and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis Canadensis*). *J. Anim. Ecol.* 58: 785-795.
- FESTA-BIANCHET, M. 1991. The social system of bighorn sheep: grouping patterns, kinship and female dominance rank. *Anim. Behav* 42: 71-82.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, M. LUCHERINI & W.D. WISHART. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology.* 76: 871-881.
- FESTA-BIANCHET, M. 1996. Offspring sex ratio studies of mammals - Does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Ecoscience* 3: 42-44.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, W.J. KING, K.G. SMITH & W.D. WISHART. 1996. The development of sexual dimorphism - seasonal and lifetime mass changes in bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 74: 330-342.

- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN, C.H. BERUBE, C. PORTIER & W.D. WISHART. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75: 1372-1379.
- FESTA-BIANCHET, M. 1998. Condition-dependent reproductive success in bighorn ewes. *Ecol. Lett.* 1: 91-94.
- FESTA-BIANCHET, M., J.-M. GAILLARD & J.T. JORGENSEN. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* 152: 367-379.
- FESTA-BIANCHET, M. & J.T. JORGENSEN. 1998. Selfish mothers - reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behav. Ecol.* 9: 144-150.
- FESTA-BIANCHET, M., J.T. JORGENSEN & D. REALE. 2000. Early development, adult mass and reproductive success in bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 11: 633-639.
- FICKEL, J., C. PITRA, B. JOEST & R.R. HOFMANN. 1999. A novel method to evaluate the relative tannin-binding capacities of salivary proteins. *Comp. Biochem. Physiol.* 122: 225-229.
- FISHER, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon, Oxford. pp 145.
- FLINT, A.P.F., S.D. ALBON & S.I. JAFAR. 1997. Blastocyst development and conceptus sex selection in red deer *Cervus elaphus*: studies of a free-living population on the Isle of Rum. *Gen. Comp. Endocrinol.* 106: 374-383.
- FOURNIER, F. & M. FESTA-BIANCHET. 1995. Social dominance in adult female mountain goats. *Anim. Behav.* 49: 1449-1459.
- FOWLER, C.W. 1987. A review of density dependence in populations of large mammals. In : *Current mammalogy*. H. Genoways ed. Plenum, New York. pp. 401-441.
- FOX, L.R., S.P. RIBEIRO, V.K. BROWN, G.J. MASTERS & I.P. CLARKE. 1999. Direct and indirect effects of climate change on St John's wort, *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae). *Oecologia.* 120: 113-122.

- FRANK, D.A. & S.J. MCNAUGHTON. 1992. The ecology of plants, large mammalian herbivores, and drought in Yellowstone national park. *Ecology*. 73: 2043-2058.
- FRANK, S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 13-55.
- FREELAND, W.J., P.H. CALCOTT & L.R. ANDERSON. 1985. Tannins and saponin: interaction in herbivore diets. *Biochem. Syst.Ecol.* 13: 189-193.
- FREELAND, W.J. & D. CHOQUENOT. 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in Northern Australia. *Ecology*. 71: 589-597.
- GAILLARD, J.-M. 1988. Contribution à la dynamique des populations de grands mammifères: l'exemple du chevreuil (*Capreolus capreolus*). Thèse, Université Lyon 1, Lyon.
- GAILLARD, J.-M., D. PONTIER, D. ALLAINE, J.-D. LEBRETON, J. TROUVILLIEZ & J. CLOBERT. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*. 56: 59-76.
- GAILLARD, J.-M., A. SEMPERE, J.-M. BOUTIN, G. VAN LAERE & B. BOISAUBERT. 1992. Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). *Can. J. Zool.* 70: 1541-1545.
- GAILLARD, J.-M., D. DELORME & J.-M. JULLIEN. 1993a. Croissance précoce et poids à l'entrée de l'hiver chez le faon de chevreuil (*Capreolus capreolus*). *Mammalia* 57: 359-366.
- GAILLARD, J.-M., D. DELORME, J.-M. BOUTIN, G. VAN LAERE, B. BOISAUBERT & R. PRADEL. 1993b. Roe deer survival patterns: a comparative analysis of contrasting populations. *J. Anim. Ecol.* 62: 778-791.
- GAILLARD, J.-M., D. DELORME, J.-M. BOUTIN, G. VAN LAERE & B. BOISAUBERT. 1996. Body mass of roe deer fawns during winter in two contrasting populations. *J. Wildl. Manage.* 60: 29-36.

- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET & N.G. YOCCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores - variable recruitment with constant adult survival. *Trend. Ecol. Evol.* 13: 170.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, D. DELORME & J. JORGENSON. 2000a. Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proc. R. Soc., B.* 267: 471-477.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, N.G. YOCCOZ, A. LOISON & C. TOÏGO. 2000b. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 367-393.
- GAILLARD, J.-M., A. LOISON & C. TOÏGO. 2001. Does accounting for variation in life history traits provide a step towards more realistic population models in wildlife management? The case of ungulates. *Actes du 17th workshop : ethology and conservation, Erice 3-7 November 2000*, in press.
- GALLANT, B.Y., D. REALE & M. FESTA-BIANCHET. 2001. Does mass change of primiparous bighorn ewes reflect reproductive effort? *Can. J. Zool.* 79: 312-318.
- GATES, C.C. & R.J. HUDSON. 1981. Weight dynamics of wapiti in the boreal forest. *Acta Theriol.* 26: 407-418.
- GEDIR, J.V. & R.J. HUDSON. 2000. Seasonal foraging behavioural compensation in reproductive wapiti hinds (*Cervus elaphus canadensis*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 67: 137-150.
- GEIST, V. & R.G. PETOCZ. 1977. Bighorn sheep in winter : do rams maximise reproductive fitness by spatial and habitat segregation from ewes? *Can. J. Zool.* 55: 1802-1810.
- GEORGIADIS, N. 1985. Growth patterns, sexual dimorphism and reproduction in African ruminants. *Afr. J. Ecol.* 23: 75-87.
- GIBB, M.J., C.A. HUCKLE, R. NUTHALL & A.J. ROOK. 1999. The effect of physiological state (lactating or dry) and sward surface height on grazing behaviour and intake by dairy cows. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 63: 269-287.

- GLATSTON, A.R. 1997. Sex ratio research in zoos and its implications for captive management. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 51: 209-216.
- GOMENDIO, M., T.H. CLUTTON-BROCK, S.D. ALBON, F.E. GUINNESS & M.J. SIMPSON. 1990. Mammalian sex ratio and variation in costs of rearing sons and daughters. *Nature* 343: 261-263.
- GOODWIN, N., V. HAYSSSEN, D.W. DEAKIN & A.P.F. FLINT. 1999. Influences of social status on ovarian function in farmed red deer (*Cervus elaphus*). *Physiol. & Behav.* 65: 691-696.
- GORDON, I.J., A.W. ILLIUS & J.D. MILNE. 1996. Sources of variation in the foraging efficiency of grazing ruminants. *Funct. Ecol.* 10: 219-226.
- GREEN, W.C.H. & A. ROTHSTEIN. 1991. Sex bias or equal opportunity? Patterns of maternal investment in bison. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 373-384.
- GROSS, J.E., M.W. DEMMENT, P.U. ALKON & M. KOTZMAN. 1995. Feeding and chewing behaviours of Nubian ibex - compensation for sex-related differences in body size. *Funct. Ecol.* 9: 385-393.
- GROSS, J.E., P.U. ALKON & M.W. DEMMENT. 1996. Nutritional ecology of dimorphic herbivores - digestion and passage rates in Nubian ibex. *Oecologia*. 107: 170-178.
- HAMLIN, K.L., D.F. PAC, C.A. SIME, R.M. DESIMONE & G.L. DUSEK. 2000. Evaluating the accuracy of ages obtained by two methods for Montana ungulates. *J. Wildl. Manage.* 64: 441-449.
- HANLEY, T.A., C.T. ROBBINS, A.E. HAGERMAN & C. MCARTHUR. 1992. Predicting digestible protein and digestible dry matter in tannin-containing forages consumed by ruminants. *Ecology*. 73: 537-541.
- HASS, C.C. 1991. Social status in female bighorn sheep (*Ovis canadensis*): expression, development and reproductive correlates. *J. Zool.* 225: 509-523.
- HAYWARD, L. 1987. World studbook of Grevy's zebra (*Equus grevyi*). Marwell Zoological Park, Hampshire, UK.

- HEARD, D., S. BARRY, G. WATTS & K. CHILD. 1997. Fertility of female moose (*Alces alces*) in relation to age and body composition. *Alces* 33: 165-176.
- HEBERT, D.M. 1973. Altitudinal migration as a factor in the nutrition of bighorn sheep. Thesis, University of British Columbia, Vancouver.
- HEWISON, A.J.M. 1996. Variation in the fecundity of roe deer in Britain - Effects of age and body weight. *Acta Theriol.* 41: 187-198.
- HEWISON, A.J.M. & J.-M. GAILLARD. 1996. Birth-sex ratios and local resource competition in roe deer, *Capreolus capreolus*. *Behav. Ecol.* 7: 461-464.
- HEWISON, A.J.M., R. ANDERSEN, J.-M. GAILLARD, J.D.C. LINNELL & D. DELORME. 1999a. Contradictory findings in studies of sex ratio variation in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 339-348.
- HEWISON, A.J.M. & J.-M. GAILLARD. 1999. Successful sons or advantaged daughters? The Trivers-Willard model and sex-biased maternal investment in ungulates. *Trend. Ecol. Evol.* 14: 229-234.
- HEWISON, A.J.M., J.P. VINCENT, J.M. ANGIBAULT, D. DELORME, G. VAN LAERE & J.-M. GAILLARD. 1999b. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Can. J. Zool.* 77: 58-67.
- HIRAIWA-HASEGAWA, M. 1993. Skewed birth sex ratios in Primates: should high-ranking mothers have daughters or sons? *Trend. Ecol. Evol.* 8: 395-400.
- HJELJORD, O. & T. HISTØL. 1999. Range-body mass interactions of a northern ungulate - a test of hypothesis. *Oecologia.* 119: 326-339.
- HOBBS, N.T. 1987. Fecal indices to dietary quality: a critique. *J. Wildl. Manage.* 51: 317-320.
- HODGMAN, T.P., Davitt, B.B., & Nelson, J.R. 1996. Monitoring mule deer diet quality and intake with fecal indices. *J. Range Manage.* 49: 215-222.

- HOFMANN, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*. 78: 443-457.
- HOGG, J.T., C.C. HASS & D.A. JENNI. 1992. Sex-biased maternal expenditure in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 243-251.
- HOLECHEK, J.L., M. VAVRA & D. ARTHUN. 1982. Relationships between performance, intake, diet nutritive quality and fecal nutritive quality of cattle on mountain range. *J. Range Manage.* 35: 741-744.
- HOREJSI, B.L. 1976. Suckling and feeding behavior in relation to lamb survival in bighorn sheep (*Ovis canadensis canadensis* Shaw). Thesis, University of Calgary, Calgary, Canada.
- HOSKIN, S.O., K.J. STAFFORD & T.N. BARRY. 1995. Digestion, rumen fermentation and chewing behaviour of red deer fed fresh chicory and perennial ryegrass. *J. Agric. Sci.* 124: 289-295.
- HOSKIN, S.O., P.R. WILSON, T.N. BARRY, W.A.G. CHARLESTON & G.C. WAGHORN. 2000. Effects of forage legumes containing condensed tannins on lungworm (*Dictyocaulus* sp.) and gastrointestinal parasitism in young red deer (*Cervus elaphus*). *Res.Vet. Sci.* 68: 223-230.
- HOWSE, A.J., G. SEMIADI, K.J. STAFFORD, T.N. BARRY & P.D. MUIR. 1995. Digestion and chewing behaviour of young sambar and red deer consuming a low quality roughage. *J. Agric. Sci.* 125: 399-405.
- HUDSON, R.J. & R.G. WHITE. 1985. *Bioenergetics of wild Herbivores*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- HUDSON, R.J. & J.Z. ADAMCZEWSKI. 1990. Effect of supplementing summer ranges on lactation and growth of wapiti (*Cervus elaphus*). *Can. J. Anim. Sci.* 70: 551-560.
- IASON, G.R., A.R. MANTECON, D.A. SIM, J. GONZALEZ, E. FOREMAN, F.F. BERMUDEZ & D.A. ELSTON. 1999. Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *J. Anim. Ecol.* 68: 87-93.

- ILLIUS, A.W. 1985. A predictive model of seasonal changes in herbage digestibility. *J. Agric. Sci.* 105: 505-512.
- ILLIUS, A.W. & I.J. GORDON. 1987. The allometry of food intake in grazing ruminants. *J. Anim. Ecol.* 56: 989-999.
- ILLIUS, A.W. & C. FITZGIBBON. 1994. Costs of vigilance in foraging ungulates. *Anim. Behav.* 47: 481-484.
- IRWIN, L.L., J.G. COOK, D.E. MCWHIRTER, S.G. SMITH & E.B. ARNETT. 1993. Assessing winter dietary quality in bighorn sheep via fecal nitrogen. *J. Wildl. Manage.* 57: 413-421.
- JAIME, C. & A. PURROY. 1995. Level and quality of protein in rations for lactating ewes. *Ann. Zootech.* 44: 135-142.
- JAMES, W.H. 1985. Sex ratio, dominance status and maternal hormone levels at the time of conception. *J. Theor. Biol.* 114: 505-510.
- JAMES, W.H. 1996. Evidence that mammalian sex ratios at birth are partially controlled by parental hormone levels at the time of conception. *J. Theor. Biol.* 180: 271-286.
- JAMES, W.H. 1997. A potential mechanism for sex ratio variation in mammals. *J. Theor. Biol.* 189: 253-255.
- JENKS, J.A., D.M. LESLIE, R.L. LOCHMILLER, M.A. MELCHIORS & F.T. MCCOLLUM. 1996. Competition in sympatric white-tailed deer and cattle populations in southern pine forests of Oklahoma and Arkansas, USA. *Acta Theriol.* 41: 287-306.
- JHALA, Y.V. 1997. Seasonal effects on the nutritional ecology of blackbuck antelope *cervicapra*. *J. Appl. Ecol.* 34: 1348-1358.
- JIANG, Z. & R.J. HUDSON. 1994. Bite characteristics of wapiti (*Cervus elaphus*) in seasonal *Bromus-Poa* swards. *J. Range Manage.* 47: 127-132.
- JOHNSON, C.N. 1988. Dispersal and the sex-ratio at birth in primates. *Nature* 332: 726-728.

- JÖNSSON, K.I. 1997. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos*. 78: 57-66.
- JORGENSON, J.T., M. FESTA-BIANCHET, M. LUCHERINI & W.D. WISHART. 1993a. Effects of body size, population density, and maternal characteristics on age at first reproduction in bighorn ewes. *Can. J. Zool.* 71: 2509-2517.
- JORGENSON, J.T., M. FESTA-BIANCHET & W.D. WISHART. 1993b. Harvesting bighorn ewes - Consequences for population size and trophy ram production. *J. Wildl. Manage.* 57: 429-435.
- JORGENSON, J.T., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD & W.D. WISHART. 1997. Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology*. 78: 1019-1032.
- JORGENSON, J.T., M. FESTA-BIANCHET & W.D. WISHART. 1998. Effects of population density on horn development in bighorn rams. *J. Wildl. Manage.* 62: 1011-1020.
- KARN, J.F. 1997. Phosphorus supplementation of range cows in the Northern Great Plains. *J. Range Manage.* 50: 2-9.
- KASKE, M. & A. GROTH. 1997. Changes in factors affecting the rate of digesta passage during pregnancy and lactation in sheep fed on hay. *Repr. Nutr. Dev.* 37: 573-588.
- KENT, J.P. 1992. Birth sex ratio in sheep over six lambing seasons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 151-155.
- KENT, J.P. 1995. Birth sex ratios in sheep over nine lambing seasons : years 7-9 and the effects of aging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 101-104.
- KENT, J.P. 1996. Birth sex ratios in sheep over 10 lambing seasons: year 10, the effects of litter size, seasonal factors and aging. *Ir. J. Psych.* 17: 60-70.
- KIE, J.G. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *J. Mammalogy* 80: 1114-1129.

- KLEIN, D.R. & H. THING. 1989. Chemical elements in mineral licks and associated muskoxen feces in Jameson Land, northeast Greenland. *Can. J. Zool.* 67: 1092-1095.
- KOHLMANN, S.G. 1999. Adaptive fetal sex allocation in elk: Evidence and implications. *J. Wildl. Manage.* 63: 1109-1117.
- KOJOLA, I. & E. ELORANTA. 1989. Influences of maternal body weight, age and parity on sex ratio in semidomesticated reindeer (*Rangifer t. tarandus*). *Evolution.* 43: 1331-1336.
- KOJOLA, I. 1997. Behavioural correlates of female social status and birth mass of male and female calves in reindeer. *Ethology.* 103: 809-814.
- KOMERS, P.E., F. MESSIER & C.C. GATES. 1993. Group structure in wood bison: nutritional and reproductive determinants. *Can. J. Zool.* 71: 1367-1371.
- KRACKOW, S. 1995a. Potential mechanisms for sex ratio adjustment in mammals and birds. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 70: 225-241.
- KRACKOW, S. 1995b. The developmental asynchrony hypothesis for sex ratio manipulation. *J. Theor. Biol.* 176: 273-280.
- KRUUK, L.E.B., T.H. CLUTTON-BROCK, S.D. ALBON, J.M. PEMBERTON & F.E. GUINNESS. 1999. Population density affects sex ratio variation in red deer. *Nature* 399: 459-461.
- KUCERA, T.E. 1991. Adaptive variation in sex ratios of offspring in nutritionally stressed mule deer. *J. Mammalogy* 72: 745-749.
- KUCERA, T.E. 1997. Fecal indicators, diet, and population parameters in mule deer. *J. Wildl. Manage.* 61: 550-560.
- LARTER, N.C. & C.C. GATES. 1991. Diet and habitat selection of wood bison in relation to seasonal changes in forage quantity and quality. *Can. J. Zool.*: 2677-2685.
- LAW, R. 1979. Ecological determinants in the evolution of life histories. In : Population dynamics. L.R. Taylor ed.. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 81-103.

- LAWS, R.P. & I.S.C. PARKER. 1968. Recent studies on elephant populations in East Africa. Synp. Zool. Soc. Lond. 21: 319-359.
- LEADER-WILLIAMS, N. 1980. Population dynamics and mortality of reindeer introduced into south Georgia. J. Wildl. Manage. 44: 640-657.
- LEADER-WILLIAMS, N. 1988. Reindeer on South Georgia : the ecology of an introduced population. Cambridge University Press, Cambridge.
- LEBOEUF, B.J. & J. REITER. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. In : Reproductive success. T. Clutton-Brock ed. The University of Chicago Press, Chicago. pp. 344-362.
- LEE, P.C., P. MAJLUF & I.J. GORDON. 1991. Growth, weaning and maternal investment from a comparative perspective. J. Zool. 225: 99-114.
- LEIMAR, O. 1996. Life-history analysis of the Trivers and Willard sex-ratio problem. Behav. Ecol. 7: 316-325.
- LEMAIRE, G. & A. DENOIX. 1987. Croissance estivale en matière sèche de peuplements de fétuque élevée (*Festuca arundinacea* Schreb.) et de dactyle (*Dactylis glomerata* L.) dans l'Ouest de la France. II. Interaction entre les niveaux d'alimentation hydrique et de nutrition azotée. Agronomie 7: 381-389.
- LESLIE, D.M. & E.E. STARKEY. 1985. Fecal indices to dietary quality of cervids in old-growth forests. J. Wildl. Manage. 49: 142-146.
- LESLIE, D.M., & E.E. STARKEY. 1987. Fecal indices to dietary quality: a reply. J. Wildl. Manage. 51: 321-325.
- LEWONTIN, R.C. 1965. Selection for colonizing ability. In The genetics of colonizing species. G.L. Stebbins ed. Academic Press, New York. pp. 79-94.
- LINNELL, J.D.C., K. WAHLSTROM & J.-M. GAILLARD. 1998. From birth to independence: Birth, growth, neonatal mortality, hiding behaviour and dispersal. In : European roe deer: the biology of success. Andersen R, Linnell, J.D.C., Duncan P. ed.. Scandinavian University Press, Oslo. pp. 257-283.

- LOMNICKI, A. 1988. Population ecology of individuals. Princeton University Press, Princeton. pp 223.
- LOUDON, A.S.I. & R.N.B. KAY. 1984. Lactational constraints on a seasonally breeding mammal: the red deer. Symp. Zool. Soc. Lond. 51: 233-252.
- LOUDON, A.S.I. 1985. Lactation and neonatal survival of mammals. Symp. Zool. Soc. Lond. 54: 183-207.
- LYFORD, S.J.J. 1988. Growth and development of the ruminant digestive system. In : The ruminant animal. Digestive physiology and nutrition. D.C. Curch ed. Prentice Hall, Englewood Cliffs. pp. 44-63.
- MACKLON, A.E.S., L.A. MACKIE-DAWSON, C.A. SHAND & A. SIM. 1996. Soil water effects on growth and nutrition in upland pastures. J. Range Manage. 49: 251-256.
- MAIER, J.A.K. & R.G. WHITE. 1998. Timing and synchrony of activity in caribou. Can. J. Zool. 76: 1999-2009.
- MAILLARD, D., B. BOISAUBERT & J.-M. GAILLARD. 1989. La masse corporelle : un bioindicateur possible pour le suivi des populations de chevreuils (*Capreolus capreolus*). Gibier Faune Sauvage. 6: 57-68.
- MAYNARD-SMITH, J. 1980. A new theory of sexual investment. Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 247-251.
- MCCULLOUGH, D.R., K.C.J. PEI & Y. WANG. 2000. Home range, activity patterns, and habitat relations of Reeves' muntjacs in Taiwan. J. Wildl. Manage. 64: 430-441.
- MCFARLAND-SYMINGTON, M. 1987. Sex ratio and maternal rank in wild spider monkeys : when daughters disperse. Behav. Ecol. Sociobiol. 20: 421-425.
- MCNAUGHTON, S.J. 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of African ungulates. Nature 334: 343-345.
- MDUMA, S.A.R., A.R.E. SINCLAIR & R. HILBORN. 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40-year record. J. Anim. Ecol. 68: 1101-1122.

- MEIKLE, D.B., L.C. DRICKAMER, S.H. VESSEY, T.L. ROSENTHAL & K.S. FITZGERALD. 1993. Maternal dominance rank and secondary sex ratio in domestic swine. *Anim. Behav* 46: 79-85.
- MEYER, M.W., R.D. BROWN & M.W. GRAHAM. 1984. Protein and energy content of white-tailed deer diets in the Texas coastal bend. *J. Wildl. Manage.* 48: 527-534.
- MISON-JOOSTE, V. 1999. Contribution a l'etude de la biologie des populations de l'otarie a fourrure du Cap (*Arctocephalus pusillus pusillus*) : les soins maternels different-ils en fonction du sexe du jeune? Thèse, Université Lyon I, Lyon.
- MLOSZEWSKI, M.J. 1983. The behavior and ecology of the african buffalo. Cambridge University Press, Cambridge. pp 256.
- MONARD, A.M., P. DUNCAN, H. FRITZ & C. FEH. 1997. Variations in the birth sex ratio and neonatal mortality in a natural herd of horses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 243-249.
- MOULD, E.D. & C.T. ROBBINS. 1981. Nitrogen metabolism in elk. *J. Wildl. Manage.* 45: 323-334.
- MUNDINGER, J.G. 1981. White-tailed deer reproductive biology in the Swan Valley, Montana. *J. Wildl. Manage.* 45: 132-139.
- MURAOKA, H., Y. TANG, H. KOIZUMI & I. WASHITANI. 1997. Combined effects of light and water availability on photosynthesis and growth of *Arisaema heterophyllum* in the forest understory adn an open site. *Oecologia.* 112: 26-34.
- MYSTERUD, A., N.G. YOCCOZ, N.C. STENSETH & R. LANGVATN. 2001. Effects of age, sex, and density on body weight of Norwegian red deer : evidence of density-dependent senescence. *Proc. R. Soc., B.* 268: 911-919.
- NELSON, M.E. & L.D. MECH. 1990. Weights, productivity, and mortality of old white-tailed deer. *J. Mammalogy* 71: 689-691.
- NOVELLIE, P.A., P.S. MILLAR & P.H. LLOYD. 1996. The use of VORTEX simulation models in a long term program of re-introduction of an endangered large mammal, the Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Acta Oecol.* 17: 657-671.

- NUNN, C.L. & M.E. PEREIRA. 2000. Group histories and offspring sex ratios in righthailed lemurs (*Lemur catta*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 18-28.
- NYGREN, T. & I. KOJOLA. 1997. Twinning and fetal sex ratio in moose : effects of maternal age and mass. *Can. J. Zool.* 75: 1945-1948.
- OAKES, E.J., R. HARMSSEN & C. EBERL. 1992. Sex, age, and seasonal differences in the diet and activity budgets of muskoxen (*Ovibos moshatatus*). *Can. J. Zool.* 70: 605-616.
- OFTEDAL, O.T. 1985. Pregnancy and lactation. In : Bioenergetic of wild herbivores. R.G. White ed. CRC Press, Boca Raton, Florida. pp. 215-238.
- ONILLON, B., J.-L. DURAND, F. GASTAL & R. TOURNEBIZE. 1995. Drought effects on growth and carbon partitioning in a tall fescue sward grown at different rates of nitrogen fertilization. *Eur. J. Agr.* 4: 91-99.
- OSBORN, R.G. & J.A. JENKS. 1998. Assessing dietary quality of white-tailed deer using fecal indices - Effects of supplemental feeding and area. *J. Mammalogy* 79: 437-447.
- OSBORN, R.G. & T.F. GINNETT. 2001. Fecal nitrogen and 2,6 - diaminopimelic acid as indices to dietary nitrogen in white-tailed deer. *Wildl. Soc. Bull.* 29: 1131-1139.
- OWEN SMITH, N. 1988. Megaherbivores. Cambridge University Press. pp 384.
- OZOGA, J.J. & L.J. VERME. 1978. The thymus gland as a nutritional status indicator in deer. *J. Wildl. Manage.* 42: 791-798.
- PACKER, C., D.A. COLLINS & L.E. EBERLY. 2000. Problems with primate sex ratios. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B.* 355: 1627-1635.
- PALMER, A.R. 2000. Quasireplication and the contract of error: lessons from sex ratios, heritabilities and fluctuating asymmetry. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 31: 441-480.
- PARKER, K.L., M.P. GILLINGHAM, T.A. HANLEY & C.T. ROBBINS. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. *Wildl. Mono.* 143: 5-48.

- PARSONS, A.J., J.A. NEWMAN, P.D. PENNING, A. HARVEY & R.J. ORR. 1994. Diet preference of sheep: effects of recent diet, physiological state and species abundance. *J. Anim. Ecol.* 63: 465-478.
- PELABON, C., J.-M. GAILLARD, A. LOISON & C. PORTIER. 1995. Is sex biased maternal care limited by total maternal expenditure in polygynous ungulates? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 311-319.
- PENNING, P.D., A.J. PARSONS, R.J. ORR, A. HARVEY & R.A. CHAMPION. 1995. Intake and behaviour response by sheep, in different physiological states, when grazing monocultures of grass or white clover. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 45: 63-78.
- PEREZ-BARBERIA, F.J. & C. NORES. 1994. Seasonal variation in group size of cantabrian chamois in relation to escape terrain and food. *Acta Theriol.* 39: 295-305.
- PEREZ-BARBERIA, F.J. & C. NORES. 1996. Grazing activity of breeding and non-breeding female cantabrian Chamois (*Rupicapra pyrenaica parva*). *Ethol. Ecol. Evol.* 8: 353-363.
- PEREZ-BARBERIA, F.J. & I.J. GORDON. 1998a. Factors affecting food comminution during chewing in ruminants : a review. *Biol. J. Linn. Soc.* 63: 233-256.
- PEREZ-BARBERIA, F.J. & I.J. GORDON. 1998b. The influence of molar occlusal surface area on the voluntary intake, digestion, chewing behaviour and diet selection of red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool.* 245: 307-316.
- POND, K.R., W.C. ELLIS & D.E. AKIN. 1984. Ingestive mastication and fragmentation of forages. *J. Anim. Sci.* 58: 1567-1574.
- PONTIER, D., J.-M. GAILLARD & D. ALLAINE. 1993. Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals. *Oikos.* 66: 424-430.
- PORTIER, C., M. FESTA-BIANCHET, J.-M. GAILLARD, J.T. JORGENSEN & N.G. YOCCOZ. 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis canadensis*). *J. Zool.* 245: 271-278.
- POST, E., M.C. FORCHHAMMER, N.C. STENSETH & R. LANGVATN. 1999. Extrinsic modification of vertebrate sex ratios by climatic variation. *Am. Nat.* 154: 194-204.

- PRINS, H.H.T. 1996. Ecology and Behaviour of the African Buffalo. Social inequality and decision making. Chapman & Hall, London. pp 293.
- QUENETTE, P.Y. 1990. Functions of vigilance in mammals : a review. *Acta Oecol.* 11: 801-818.
- RACHLOW, J.L. & R.T. BOWYER. 1994. Variability in maternal behavior by Dalls sheep - Environmental tracking or adaptive strategy. *J. Mammalogy* 75: 328-337.
- REALE, D. & P. BOUSSES. 1995. Effect of ewe age and high population density on the early nursing behaviour of mouflon. *Ethol. Ecol. Evol.* 7: 323-334.
- REALE, D., P. BOUSSES & J.-L. CHAPUIS. 1999a. Nursing behaviour and mother-lamb relationships in mouflon under fluctuating population densities. *Behav. Proc.* 47: 81-94.
- REALE, D., M. FESTA-BIANCHET & J.T. JORGENSON. 1999b. Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity.* 83: 526-532.
- REID, C.S.W., A. JOHN, M.J. ULYATT, G.C. WAGHORN & L.P. MILLIGAN. 1979. Chewing and the physical breakdown of feed in sheep. *Ann. Rech. Vét.* 10: 205-207.
- REIMERS, E. & D. LENVIK. 1997. Fetal sex ratio in relation to maternal mass and age in reindeer. *Can. J. Zool.* 75: 648-650.
- REZNICK, D. 1985. Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos.* 44: 257-267.
- REZNICK, D. 1992. Measuring the cost of reproduction. *Trend. Ecol. Evol.* 7: 42-45.
- RICHARDS, S.M. 1974. The concept of dominance and methods of assessment. *Anim. Behav* 22: 914-930.
- ROBBINS, C.T. & B.L. ROBBINS. 1979. Fetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *Am. Nat.* 114: 101-116.

- ROBBINS, C.T. 1983. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York. pp 343.
- ROBBINS, C.T., T.A. HANLEY, A.E. HAGERMAN, O. HJELJORD, D.L. BAKER, C.C. SCHATZ & W.W. MAUTZ. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. *Ecology*. 68: 98-107.
- ROBBINS, C.T., A.E. HAGERMAN, P.J. AUSTIN, C. MCARTHUR & T.A. HANLEY. 1991. Variation in mammalian physiological responses to a condensed tannin and its ecological implications. *J. Mammalogy* 72: 480-486.
- ROBERTSON, A., M. HIRAIWA-HASEGAWA, S.D. ALBON & T.H. CLUTTON-BROCK. 1992. Early growth and sucking behaviour of Soay Sheep in a fluctuating population. *J. Zool.* 227: 661-671.
- ROBINSON, J.J. 1996. Nutrition and Reproduction. *Anim. Reprod. Sci.* 42: 25-34.
- RUCKSTUHL, K.E. 1998. Foraging behaviour and sexual segregation in bighorn sheep. *Anim. Behav* 56: 99-106.
- RUCKSTUHL, K.E. & M. FESTA-BIANCHET. 1998. Do reproductive status and lamb gender affect the foraging behavior of bighorn ewes? *Ethology*. 104: 941-954.
- RUTBERG, A.T. 1984. Birth synchrony in american bison (*Bison bison*): response to predation or season? *J. Mammalogy* 65: 418-423.
- RUTBERG, A.T. 1986. Lactation and fetal sex ratios in american bison. *Am. Nat.* 127: 89-94.
- SADLEIR, R.M.F.S. 1969. The ecology of reproduction in wild and domestic mammals. Methuen, London. pp 321.
- SAETHER, B.-E. & M. HEIME. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental variability. *J. Anim. Ecol.* 62: 482-489.
- SAETHER, B.-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores - a search for mechanisms. *Trend. Ecol. Evol.* 12: 143-149.

- SALTZ, D. & D.I. RUBENSTEIN. 1995. Population dynamics of a reintroduced Asiatic wild ass (*Equus Hemionus*) herd. *Ecol. Appl.* 5: 327-335.
- SALTZ, D. 1996. Minimizing extinction probability due to demographic stochasticity in a reintroduced herd of Persian fallow deer *Dama dama mesopotamica*. *Biol. Conserv.* 75: 27-33.
- SALTZ, D. 2001. Progeny sex ratio variation in ungulates: maternal age meets environmental perturbation of demography. *Oikos.* 94: 377-384.
- SAMS, M.G., R.L. LOCHMILLER, C.W. QUALLS & D.M. LESLIE. 1998. Sensitivity of condition indices to changing density in a white-tailed deer population. *J. Wildl. Dis.* 34: 110-125.
- SAND, H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia.* 106: 212-220.
- SAND, H. 1998. Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Can. J. Zool.* 76: 187-193.
- SCHALL, R. 1991. Estimation in generalized linear models with random effects. *Biometrika* 78: 719-727.
- SEIP, D.R. & F.L. BUNNELL. 1985. Nutrition of stone's sheep on burned and unburned ranges. *J. Wildl. Manage.* 49: 397-405.
- SEVI, A., D. CASAMASSIMA & A. MUSCIO. 1999. Group size effects on grazing behaviour and efficiency in sheep. *J. Range Manage.* 52: 327-331.
- SHIPLEY, B. & R. HUNT. 1996. Regression smoothers for estimating parameters of growth analyses. *Ann. Bot.* 78: 569-576.
- SHIPLEY, L.A., J.E. GROSS, D.E. SPALINGER, N.T. HOBBS & B.A. WUNDER. 1994. The scaling of intake rate in mammalian herbivores. *Am. Nat.* 143: 1055-1082.

- SHIPLEY, L.A., A.W. ILLIUS, K. DANELL, N.T. HOBBS & D.E. SPALINGER. 1999. Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a general model of diet optimization. *Oikos*. 84: 55-68.
- SILANIKOVE, N., A. SHAMAY, D. SHINDER & A. MORAN. 2000. Stress down regulates milk yield in cows by plasmin induced β -casein product that blocks K⁺ channels on the apical membranes. *Life Sci*. 67: 2201-2212.
- SILK, J.B. 1983. Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive ability. *Am. Nat.* 121: 56-66.
- SIMPSON, M.J.A., A. SIMPSON, J. HOOLEY & M. ZUNZ. 1981. Interbirth intervals in rhesus monkeys vary with sex of infant and early rejecting behavior of mothers. *Nature* 290: 49-51.
- SIMPSON, M.J.A. & A.E. SIMPSON. 1982. Birth sex ratios and social rank in rhesus monkey mothers. *Nature* 300: 440-441.
- SKOGLAND, T. 1986. Sex ratio variation in relation to maternal condition and parental investment in wild reindeer *Rangiferus t. tarandus*. *Oikos*. 46: 417-419.
- SKOGLAND, T. 1988. Tooth wear by food limitation and its life-history consequences in wild reindeer. *Oikos*. 51: 238-242.
- SMITH, W.P. 1987. Maternal defense in Columbian white-tailed deer: when is it worth it? *Am. Nat.* 130: 310-316.
- SPSS. 1997. SPSS 8.0, version for PC, Chicago.
- STAMP DAWKINS, M. & M. GOSLING. 1991. Ethics in research on animal behaviour. Academic Press, London, UK.
- STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford. pp 249.

- SWIHART, R.K., H.P. WEEKS, A.L. EASTER-PILCHER & A.J. DENICOLA. 1998. Nutritional condition and fertility of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) from areas with contrasting histories of hunting. *Can. J. Zool.* 76: 1932-1941.
- THOMAS, D.C., S.J. BARRY & H.P. KILIAAN. 1989. Fetal sex ratios in caribou : maternal age and condition effects. *J. Wildl. Manage.* 53: 885-890.
- THOULESS, C.R. 1990. Feeding competition between grazing red deer hinds. *Anim. Behav.* 40: 105-111.
- TIXIER, H., P. DUNCAN, J. SCEHOVIC, A. YANI, M. GLEIZES & M. LILA. 1997. Food selection by european roe deer (*Capreolus capreolus*) - Effects of plant chemistry, and consequences for the nutritional value of their diets. *J. Zool.* 242: 229-245.
- TOÏGO, C. 1999. Vigilance behavior in lactating female Alpine ibex. *Can. J. Zool.* 77: 1060-1063.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In : *Sexual selection and the descent of man*. B. Campbell ed. Aldine, Chicago. pp. 136-179.
- TRIVERS, R.L. & D.E. WILLARD. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-91.
- TRIVERS, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14: 249-264.
- TUOMI, J., T. HAKALA & E. HAUKIOJA. 1983. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution. *Am. Zool.* 23: 25-34.
- VAN SHAIK, C.P. & S.B. HRDY. 1991. Intensity of local resource competition shapes the relationship between maternal rank and sex ratios at birth in cercopithecine primates. *Am. Nat.* 138: 1555-1562.
- VENABLES, W.N. & B.D. RIPLEY. 1999. *Modern Applied Statistics with S-PLUS*, Third ed. Springer Verlag, Berlin. pp 548.

- VERHEYDEN-TIXIER, H. & P. DUNCAN. 2000. Selection for small amounts of hydrolysable tannins by a concentrate-selecting mammalian herbivore. *J.Chem. Ecol.* 26: 351-358.
- VERME, L.J. & J.J. OZOGA. 1980. Influence of protein-energy intake on deer fawns in autumn. *J. Wildl. Manage.* 44: 305-314.
- VERME, L.J. 1983. Sex ratio variation in *Odocoileus* : a critical review. *J. Wildl. Manage.* 47: 573-582.
- WAUTERS, L.A., S.A. DECROMBRUGGHE, N. NOUR & E. MATTHYSEN. 1995. Do female roe deer in good condition produce more sons than daughters. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 189-193.
- WEIMERSKIRCH, H. 1992. Reproductive effort in long-lived birds: age specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering albatross. *Oikos.* 64: 464-473.
- WENNINGER, P.S. & L.A. SHIPLEY. 2000. Harvesting, rumination, digestion, and passage of fruit and leaf diets by a small ruminant, the blue duiker. *Oecologia.* 123: 466-474.
- WHITE, R.G. 1983. Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos.* 40: 377-384.
- WHITE, T.C.R. 1993. The inadequate environment. Nitrogen and the abundance of animals. Springer Verlag, Berlin.
- WILLIAMS, G.C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press, Princeton. pp 320.
- WILLIAMS, T.D. 1979. The question of adaptative sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proc. R. Soc., B.* 205: 567-580.
- WILLSON, M.F. & E.R. PIANKA. 1963. Sexual selection, sex ratio and mating system. *Am. Nat.* 97: 405-407.
- WOLFF, J.O. 1988. Maternal investment and sex ratio adjustment in American Bison calves. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 127-133.

YANG, J., J. ZHANG, Z. WANG, Q. ZHU & L. LIU. 2001. Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agr. J.* 93: 196-206.

ANNEXE

Tooth extraction is not an acceptable technique to age live ungulates

Marco Festa-Bianchet, Pierrick Blanchard, Jean-Michel Gaillard and
A.J. Mark Hewison

Wildlife Society Bulletin, 30: 282-283.

Nelson (2001) recommended that researchers extract an incisiform canine from deer captured for ecological and management studies. We contend that removing a biting tooth from an ungulate may have negative consequences. Clearly, accurate information on the age of marked individuals is extremely useful. Ungulate populations are strongly age-structured and age has major effects on behavior, reproduction and survival (Gaillard et al., 2000b). Indeed, little is known about age-specific reproduction and survival of free-ranging white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) because few studies of this species (Nelson & Mech, 1990; Ditchkoff et al., 2001) have monitored a sufficient sample of marked, known-age individuals. Unfortunately, it is impossible to accurately age deer > 4 years old by any method other than counting the cementum annuli. While most studies have employed this technique to age dead ungulates (Aitken, 1975; Hamlin et al., 2000), Nelson (2001) suggests extraction of biting teeth from live deer. The removal of a biting tooth may reduce bite size, which could affect food intake and hence reduce mass gain, reproduction and possibly survival of monitored deer. Until this technique is shown to be harmless, tooth removal also raises important ethical questions.

Like other ungulates, white-tailed deer have 6 incisors and 2 incisiform canines that are used to clip vegetation. It is reasonable to assume that if one of these teeth is removed, the average bite size will be reduced, by a proportion that will likely vary according to food type (Gordon et al., 1996). To compensate for the lowered intake, deer will have to increase either the biting rate or the time spent foraging. Red deer (*Cervus elaphus*) increased time spent chewing and modified their intake rate in an attempt to compensate for reduced chewing efficiency associated with changes in morphology of cheek teeth (Pérez-Barbería & Gordon, 1998b). Individuals experiencing difficult winters, or lactating females, may be unable to make up for the lost biting efficiency (Gordon et al., 1996; Ruckstuhl & Festa-Bianchet, 1998; Iason et al., 1999; Gedir & Hudson, 2000). Browsers such as white-tailed deer may be less affected by removal of an incisiform canine than grazers such as bison (*Bison bison*) or mountain sheep (*Ovis* spp.) (Shipley et al., 1999), but one cannot simply assume that deer do not need all of their teeth. In addition to browsing, white-tailed deer also graze (Meyer et al., 1984). When grazing, one missing tooth will likely decrease bite size more than when browsing.

Because information on age of marked individuals is extremely useful (Gaillard et al., 2000b), uncritical acceptance of tooth extraction may encourage its use with other ungulates.

Nelson (2001) stated that tooth removal did not lead to permanent injury and that >90% of deer from which he removed one or more teeth survived at least 1 year. He did not, however, compare age-specific survival of deer with intact incisor bars and deer with missing teeth. It is particularly worrisome that when the attempt to remove a canine resulted in tooth breakage, another canine was pulled, doubling the loss of biting surface. In rare cases, 3 teeth were pulled from the same deer. Even if the central 2 or 4 incisors did most of the biting, it seems unlikely that a deer with 5 teeth will have the same feeding efficiency as one with 8 teeth. Because the effects of a reduction in bite size may be important but subtle, monitoring short-term deer survival may be inadequate. The missing tooth (or teeth) may have a strong effect on older deer: tooth wear is often suggested as a proximate cause of senescence in cervids (Skogland, 1988; Gaillard et al., 1993b). Before tooth removal is accepted as a harmless aging technique, we need comparative data on seasonal mass changes, reproduction and long-term survival (particularly through the senescent stage) of animals with all of their teeth and with some teeth removed.

Wildlife biologists must adhere to a high standard of ethics in the treatment of study animals. Most journals (including the *Wildlife Society Bulletin*) and funding agencies require that studies undergo review by an animal care committee before being considered for funding or publication. We submit that tooth extraction from live wild ungulates cannot be considered as ethical practice (Stamp Dawkins & Gosling, 1991) and should not be done as part of routine studies. Further, until the technique is shown to be truly harmless, it risks introducing flaws to long-term studies that may be greater than the problem of not knowing the exact age of adult animals. The onus falls upon those who advocate this procedure to demonstrate that it has no harmful consequences and does not contravene accepted ethical guidelines.

Résumé:

A travers l'exemple du mouflon américain (*Ovis canadensis*), l'objectif de ce travail est de contribuer à une meilleure compréhension du rôle de la condition individuelle dans les tactiques de reproduction des femelles ongulés. Il est basé sur l'analyse statistique de données issues d'un suivi à long terme et d'observations comportementales ponctuelles de terrain. Faisant suite à un exposé des notions théoriques, le premier chapitre a comme objectif l'identification de tactiques visant à réduire le coût de la reproduction. L'élaboration d'un indice de la qualité du régime alimentaire estival basé sur l'azote fécal et l'étude de sa relation avec la prise de poids permet dans un premier temps de confirmer l'existence d'une tactique visant pour les femelles à préserver leur potentiel reproductif au détriment du développement de leur jeune en limitant leur investissement en cas de conditions difficiles. Alors qu'aucune tactique ayant trait à l'alimentation n'a précédemment été révélée chez cette espèce pour réduire le coût énergétique que représente la lactation, il est ensuite montré que les femelles reproductrices ruminent plus rapidement que les autres, ce qui constitue une réponse adaptée aux contraintes particulières auxquelles l'espèce est confrontée. Le second chapitre s'inscrit dans le cadre général des problématiques relatives à l'effet de la condition sur les paramètres de reproduction et s'intéresse plus spécifiquement au modèle de Trivers et Willard selon lequel, sous certaines hypothèses, il serait avantageux pour les femelles de choisir le sexe de leur(s) jeune(s) en fonction de leur capacité relative de soins. L'échec de la mise en évidence d'une telle tactique chez les mouflons a conduit à proposer une extension à ce modèle, soulignant en particulier l'importance de l'organisation sociale de la population considérée. La mise en relief du compromis entre investissement sur le long terme et optimisation de chaque événement de reproduction clôt ce travail.

Mots-Clefs:

Azote fécal, coûts de la reproduction, densité, habitat, hiérarchie sociale, modèle de Trivers et Willard, mouflon américain, ongulés, *Ovis canadensis*, rumination, sex ratio, suivi à long terme, tactiques.

Discipline:

Biologie Evolutive.

UMR CNRS 5558, Laboratoire de Biométrie et Biologie Evolutive, Université Lyon 1
43, bd du 11 Novembre 1918
69622 Villeurbanne cedex, France

et

Département de Biologie, Université de Sherbrooke
2500, bd de l'Université
J1K 2R1 Sherbrooke, Québec, Canada