



**STRATÉGIES DE CROISSANCE CHEZ LE MOUFLON D'AMÉRIQUE (*Ovis  
CANADENSIS*) : DÉTERMINANTS ET CONSÉQUENCES SUR L'HISTOIRE DE VIE**

par

Dominique Marcil Ferland

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

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, décembre 2012

## SOMMAIRE

Les animaux en bas âge peuvent connaître des contraintes environnementales sur leur croissance qui compromettent leur capacité d'atteindre une taille adulte optimale. Étant donné les conséquences à long terme sur l'aptitude phénotypique qu'une taille adulte inférieure peut engendrer, les animaux qui connaissent de telles contraintes pourraient effectuer de la croissance de rattrapage par deux stratégies, soit la croissance compensatoire et le prolongement de la croissance. Ces stratégies impliquent un investissement supérieur dans la croissance aux dépens d'autres traits d'histoire de vie et devraient donc engendrer des coûts. Selon la littérature, la croissance compensatoire diminuerait la longévité, principalement par l'augmentation du stress oxydatif, tandis que le prolongement de la croissance diminuerait le succès reproducteur par un retard de la maturation sexuelle. Peu de recherches ont été effectuées sur les coûts de la croissance de rattrapage jusqu'à présent. La majorité d'entre elles ont été réalisées en laboratoire et ne font pas de distinction entre les stratégies de croissance empruntées pour réaliser la croissance de rattrapage. De plus, aucune étude – au meilleur de mes connaissances – ne traite de cette problématique chez des grands mammifères, bien que de la croissance de rattrapage ait été trouvée chez plusieurs espèces de ce groupe.

Cette étude vise à déterminer les stratégies impliquées dans la croissance de rattrapage chez un grand mammifère évoluant en milieu sauvage, soit le mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*), afin d'en évaluer les déterminants et les coûts. Pour ce faire, j'ai modélisé la croissance de 105 femelles mouflons provenant de Ram Mountain, Alberta, dont la masse a été mesurée répétitivement depuis 1974. Ceci m'a permis de comparer leurs patrons de croissance pour identifier leurs stratégies de croissance. J'ai ensuite analysé les variables environnementales et individuelles qui déterminent ces stratégies et leur impact sur la longévité et la reproduction des brebis.

Les brebis effectuent de la croissance de rattrapage en prolongeant leur croissance, mais elles ne connaissent pas de croissance compensatoire. Les brebis qui sont plus légères à 1 an ont

une plus longue durée de croissance. Leur âge de primiparité et la densité de population lors de leur année de naissance n'influencent pas leur durée de croissance au delà de leurs corrélations avec leur masse à 1 an. Les brebis qui prolongent leur croissance ont une longévité semblable à leurs congénères mais un succès reproducteur à vie inférieur, expliqué par le retard de leur primiparité et leur plus faible succès de sevrage.

Nos résultats montrent que la croissance de rattrapage se produit dans des populations sauvages de grands mammifères. Lorsqu'elles ont une mauvaise croissance en bas âge, les brebis détournent des ressources de la reproduction vers la croissance. Ainsi, elles maintiennent des taux de croissance plus élevés et prolongent leur croissance aux dépens de la survie de leurs agneaux. Ce compromis entre la croissance et la reproduction pour faire de la croissance de rattrapage réitère l'importance de la croissance en bas âge sur l'histoire de vie des vertébrés longévifs.

## REMERCIEMENTS

Je voudrais remercier mon directeur de recherche, Marco Festa-Bianchet, qui m'a donné l'opportunité de réaliser un projet de recherche innovateur qui correspond à mes intérêts en écologie. Je suis privilégié d'avoir pu participer à une étude à long terme de l'envergure de celle de Ram Mountain. J'ai aussi grandement apprécié tes idées et ta perspective sur les problèmes que j'ai rencontrés. Nos discussions me donnent toujours un « boost » dans la bonne direction. Je suis aussi grandement redevable à ma co-directrice Fanie Pelletier qui a dû jouer un rôle disproportionné dans le lancement de mon projet lors de l'année sabbatique de Marco. Merci beaucoup pour ton aide à dégager un axe principal à ma recherche. Tu m'as aussi aidé à devenir un présentateur oral sinon confortable, du moins compétent, grâce aux astuces que tu m'as apprises lors de mon premier séminaire de maîtrise. Je vous remercie tous les deux pour votre patience avec mon sujet de recherche qui n'était pas toujours facile à assimiler. Je remercie ensuite les membres de mon comité, Dany Garant et Marc Bélisle, pour leurs conseils et pour leur disponibilité. Je tiens aussi à remercier tous les étudiants avec qui j'ai partagé le laboratoire de Marco : Élise, Mélanie, Audrée, Uriel et Ofelia. Vous avez tous contribué à avancer ma recherche mais, avant tout, ce fut un plaisir de vous côtoyer au cours des deux dernières années. Un merci particulier à Alexandre Martin qui fût un excellent partenaire sur le terrain et qui a aussi contribué beaucoup à la conception de mon projet. Nous avons su surmonter beaucoup de difficultés lors de nos deux saisons à Ram Mountain grâce à notre compréhension, coopération et l'aide fortuite de soi-disant « rednecks ». Merci aussi à nos deux assistants sur le terrain : Pierre-Alexandre Dumas et Pierre-Olivier Benoit. Je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui ont contribué au projet de Ram Mountain au fil des ans; particulièrement Jon Jorgenson et Chiara Feder. Je suis aussi reconnaissant envers Marc Bélisle, Sébastien Rioux Paquette, Eric Vander Wal et James France (University of Guelph) pour leur aide en statistiques et en programmation. Finalement, ce projet fut rendu possible grâce au financement du CRSNG, de l'ACA, du Ministère de l'éducation, du loisir et du sport et de l'Université de Sherbrooke et grâce au soutien logistique d'Alberta Fish & Wildlife.

## TABLE DES MATIÈRES

Sommaire.....	ii
Remerciements .....	iv
Table des matières .....	v
Liste des tableaux .....	vii
Liste des figures.....	viii
Introduction .....	1
Stratégies de croissance .....	1
Croissance de rattrapage.....	2
Croissance compensatoire .....	3
Prolongement de la croissance .....	4
Sommaire des stratégies de croissance.....	5
Conséquences des différentes stratégies de croissance.....	6
Coûts de la croissance compensatoire.....	7
Coûts du prolongement de la période de croissance .....	11
Importance de la masse adulte chez les grands mammifères.....	12
Effets de l'environnement sur la croissance .....	13
Effet de la date de naissance sur la masse adulte.....	15
Croissance de rattrapage chez le mouflon d'Amérique .....	15
L'équation de Lopez : une équation de Michaelis-Menten généralisée pour l'analyse de la croissance.....	18
Contexte de l'étude .....	21

Objectifs.....	23
Chapitre 1 .....	25
Introduction de l'article .....	25
The best of a bad start? Catch-up growth and its life history consequences for bighorn ewes .....	27
Abstract .....	28
Introduction.....	29
Methods .....	32
Study Area and Population.....	32
Within-season mass adjustment .....	33
Growth curve modelling.....	34
Statistical Analyses .....	36
Results.....	39
Discussion.....	45
Acknowledgements.....	50
Conclusion.....	51
Bibliographie .....	54

## LISTE DES TABLEAUX

1.	Effects of the age at which bighorn ewes reach masses of 40, 50 and 60 kg on their growth rate (kg/day) at these masses at Ram Mountain, Alberta, Canada ....	41
2.	Fixed effects affecting growth duration, longevity, lifetime reproductive success, weaning rate and lifetime fecundity of bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta .....	42



## LISTE DES FIGURES

1.	Exemples de croissance compensatoire. Dans les deux cas, l'individu plus léger (rouge) a un plus grand taux de croissance pour l'intervalle de masse correspondant à une période délimitée par des lignes pointillées. Dans A) la croissance compensatoire résulte en un rattrapage tandis que dans B) il n'y a pas de rattrapage .....	4
2.	Exemple de rattrapage par prolongement de la croissance. Le plus petit individu (rouge) continue de croître lorsque le plus gros (noir) cesse de croître. Le temps auquel le plus gros individu cesse de croître dénote le début de la période de croissance de rattrapage, délimitée par des lignes pointillées. A) La différence de masse est complètement éliminée et le rattrapage est complet. B) La différence de masse est réduite mais le rattrapage est incomplet.....	5
3.	Masse en fonction de l'âge de trois brebis provenant de Ram Mountain, Alberta. Les masses sont estimées au 15 septembre pour chaque âge avec la méthode de Festa-Bianchet <i>et al.</i> (1996). Les données de chaque brebis sont identifiées par leurs numéros d'identité et sont liées par des courbes lissées pour faciliter la visualisation de leurs trajectoires.....	20
4.	Nombre de femelles adultes (2 ans et plus) dans la population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain, Alberta, de 1973 à 2011 .....	23
5.	A) Age-specific masses and estimated average growth curves for bighorn sheep ewes that were heavy (circles, solid line) and light (x-shapes, dashed line) as yearlings on Ram Mountain, Alberta. Ewes that as yearlings weighed more than the median mass (44.1 kg) were considered heavy (n = 40). Ewes that weighed as much or less than the median mass were considered light (n = 42). Lamb masses are those measured at capture, all other masses are adjusted to September 15 at each age. Only ewes whose growth was modelled are included. The average difference between the two groups decreased from 9.7 kg (19.4%) as yearlings to 3.2 kg (4.3%) at age 7. B) Hypothetical growth curves of animals 1 (solid line) and 2 (pointed line) that reach mass $W$ at ages $t_1$ and $t_2$ , respectively. Their growth rates at this mass are $dW/dt_1$ and $dW/dt_2$ . Animal 2 reaches $W$ at a later age ( $t_2 > t_1$ ) and has a lower growth rate at this mass ( $dW/dt_2 < dW/dt_1$ ). Therefore animal 2 does not show compensatory growth at mass $W$ .....	38
6.	Effects of (A) yearling mass on growth duration and (B) growth duration on mass gain between 1 and 4 years of age for bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta. Lines depict models' predicted values .....	40

7.	Variation in (A) weaning rate (proportion of lambs born that were weaned) and (B) lifetime reproductive success (total number of lambs weaned) of bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta, Canada, according to their growth duration. Lines indicate models fitted to the data .....	44
----	---	----

## INTRODUCTION

### Stratégies de croissance

La taille adulte est positivement corrélée à des déterminants de l'aptitude phénotypique de plusieurs espèces animales (Peters, 1983; Sokolovska *et al.*, 2000). Elle a un effet positif sur le succès reproducteur et ses composantes tant chez les mâles que les femelles d'une grande variété de taxons animaux. Chez les mâles, la taille adulte a un effet positif sur le succès reproducteur, principalement en offrant un avantage lors de compétition intrasexuelle qui résulte en un plus grand nombre d'accouplements (Hutchings *et al.*, 1999; Le Boeuf & Reiter, 1988; Madsen & Shine, 1993; Simmons, 1988). Dans le cas de certaines espèces où les mâles assurent les soins parentaux, leur taille adulte peut aussi limiter leur fécondité (Berglund & Rosenqvist, 1990). La taille adulte contribue au succès reproducteur des femelles car elle augmente leur fécondité (Haywood & Perrins, 1992; Honek, 1993; Koops *et al.*, 2004; Ryan & Lindeman, 2007) et l'allocation d'énergie à leur progéniture (Beauplet & Guinet, 2007; Valenzuela, 2001). La taille adulte a également un effet positif sur la survie (Ameneshewa & Service, 1996; Grether, 1996; Hyslop *et al.*, 2012) et la longévité (Butlin & Day, 1985; Gaillard *et al.*, 2000b; Paine, 1990; Sokolovska *et al.*, 2000) de plusieurs espèces.

Les animaux qui subissent des conditions de croissance défavorables en début de vie connaissent habituellement une période de croissance amoindrie qui peut avoir des répercussions sur leur taille adulte (Altmann & Alberts, 2005; Altwegg *et al.*, 2007; Haywood & Perrins, 1992; Madsen & Shine, 2000; Solberg *et al.*, 2008; Soma *et al.*, 2006). Étant donné les bénéfices d'une grande taille adulte, ceci peut avoir des conséquences à long terme sur l'aptitude phénotypique. On peut donc s'attendre à ce que des stratégies permettant d'effectuer de la croissance de rattrapage soient sélectionnées pour contrer ces périodes de croissance inférieure si les conditions de croissance s'améliorent. Différentes stratégies de croissance se distinguent entre elles par leurs différents patrons d'accélération et de

décélération de la croissance. L'existence de telles stratégies réduirait les corrélations entre la masse juvénile et la masse adulte. En effet, on trouve chez plusieurs espèces provenant de différents taxons que des individus connaissant des périodes de croissance inférieure peuvent y pallier, du moins partiellement, afin de réduire leurs effets sur leur taille en tant qu'adulte (Alonso-Alvarez *et al.*, 2007; Bjorndal *et al.*, 2003; De Block & Stoks, 2008b; Gramapurohit, 2009; Green & Rothstein, 1991). Il est donc possible pour certaines espèces d'emprunter des stratégies de croissance différentes pour compenser des contraintes sur leur croissance à un stade de leur développement.

Dans la littérature, on parle habituellement de « compensatory growth » (croissance compensatoire) lorsqu'un rattrapage du déficit de croissance est observé (Jobling, 2010; Mangel & Munch, 2005). Alternativement, on utilise les termes « catch-up growth » (croissance de rattrapage) et « recovery growth » (croissance récupératrice). Ces trois termes sont généralement utilisés de façon plus ou moins interchangeable pour décrire une période de croissance accrue permettant de rattraper un déficit de croissance qui survient chez des animaux qui ont connu une période d'arrêt ou de ralentissements de croissance. Ces termes ne sont pourtant pas synonymes (Jobling, 2010). Faire une distinction entre ces termes permet de décrire différentes stratégies de croissance. Les sections suivantes expliquent la différence entre ces termes. Les définitions utilisées sont tirées de Jobling (2010), qui offre une synthèse claire des différents types de croissance. Les exemples qui suivent traiteront de comparaisons interindividuelles, mais des comparaisons semblables pourraient se faire par rapport à des moyennes de groupe, par exemple pour des cohortes ou des populations.

### *Croissance de rattrapage*

La croissance de rattrapage se produit lorsqu'un individu ayant eu une période de croissance inférieure à un autre a ensuite une période de croissance supérieure lui permettant ainsi de rattraper le déficit de croissance accumulé. En comparant les courbes de croissance de ces deux individus, on remarquera donc initialement une divergence suivie d'une convergence. C'est cette convergence des courbes qui démarque la période de croissance de rattrapage (Fig.

1-A et Fig. 2). La croissance de rattrapage n'est pas toujours complète (Jobling, 2010). Ainsi les courbes de croissance de deux individus peuvent converger pendant la période de croissance de rattrapage sans nécessairement se rejoindre (Fig. 2-B). La croissance de rattrapage peut se produire par deux stratégies non-exclusives, soit la croissance compensatoire et le prolongement de la croissance.

### *Croissance compensatoire*

La croissance compensatoire se produit lorsqu'un animal connaît une croissance taille-spécifique supérieure à ses congénères à la suite d'un période de croissance ralentie. Son taux de croissance instantané est alors supérieur à une taille donnée que celui d'individus ayant atteint cette masse à un plus jeune âge. Par exemple, sur la Figure 1-A, la croissance de l'animal qui connaît un ralentissement de croissance (en rouge) est plus rapide, au cours de l'intervalle de masse indiqué par les lignes pointillées, que celle de l'animal qui n'a pas connu de ralentissement de croissance (en noir) et qui atteint donc ces masses plus tôt. Si l'individu le plus petit connaît une période de croissance compensatoire qui lui permet de rattraper son déficit de masse (Fig. 1-A), on parle de croissance récupératrice. Par contre, la croissance compensatoire ne résulte pas toujours en un rattrapage du déficit de croissance (Jobling, 2010) (Fig.1-B).

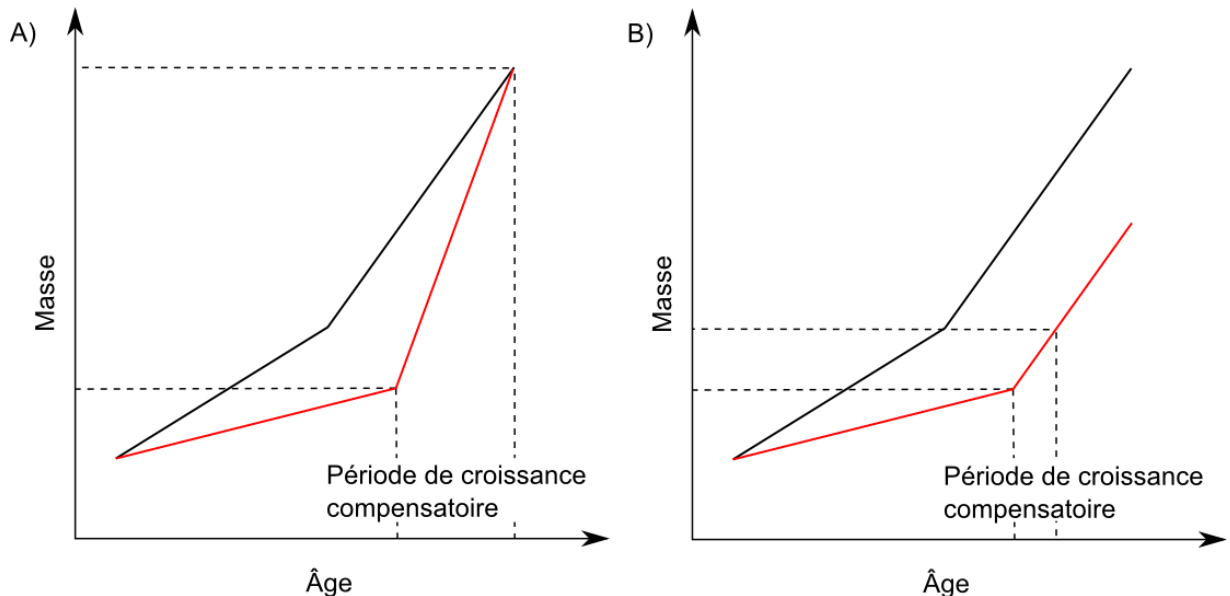


FIGURE 1: Exemples de croissance compensatoire. Dans les deux cas, l'individu plus léger (rouge) a un plus grand taux de croissance pour l'intervalle de masse correspondant à une période délimitée par des lignes pointillées. Dans A) la croissance compensatoire résulte en un rattrapage tandis que dans B) il n'y a pas de rattrapage.

### *Prolongement de la croissance*

Le prolongement de la croissance se produit lorsque l'animal ayant connu un ralentissement de croissance croît plus longtemps que ceux qui n'ont pas connu de ralentissement (Fig. 2). Ainsi, plutôt que d'augmenter son taux de croissance, l'animal plus petit peut rattraper son déficit en maintenant un taux de croissance inférieur pour une plus longue durée. Le prolongement de la croissance résulte toujours en de la croissance de rattrapage puisqu'une fois que l'animal plus gros a cessé de croître, tout taux de croissance positif de la part de l'animal plus petit réduira la différence de masse (Fig. 2-B). La croissance de rattrapage par prolongement de la période de croissance ne nécessite pas que l'individu le plus gros arrête complètement de grandir. Il suffit que son taux de croissance diminue à une valeur inférieure à celui de l'individu plus petit. Bien entendu, il est possible que la croissance de rattrapage se produise par une combinaison de croissance compensatoire et de prolongement de la croissance.

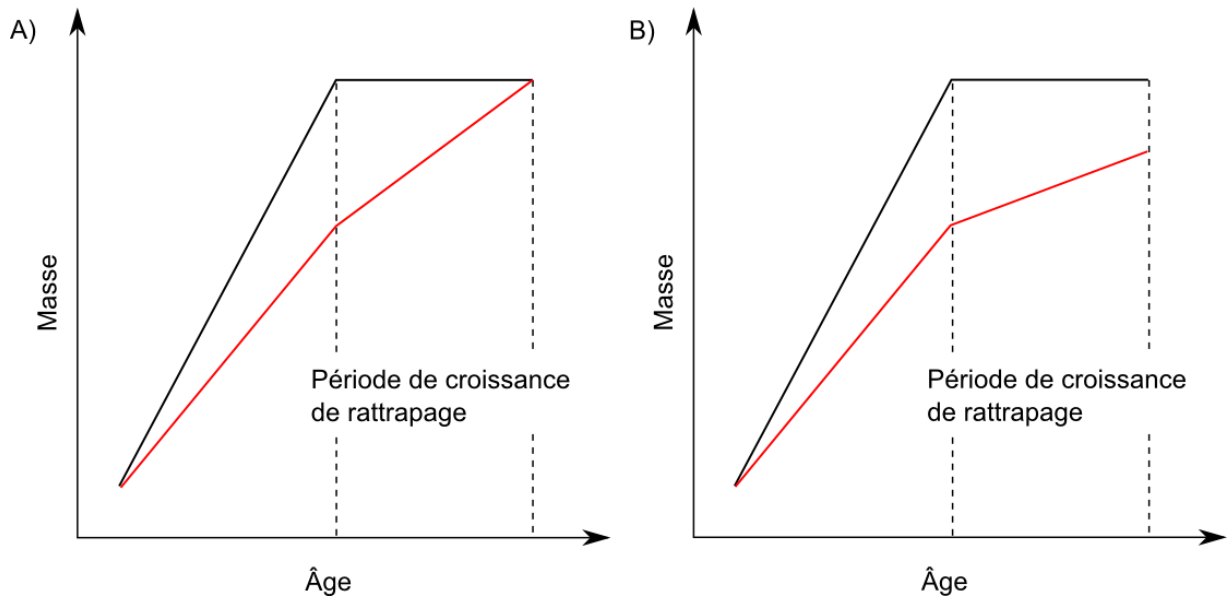


FIGURE 2: Exemple de rattrapage par prolongement de la croissance. Le plus petit individu (rouge) continue de croître lorsque le plus gros (noir) cesse de croître. Le temps auquel le plus gros individu cesse de croître dénote le début de la période de croissance de rattrapage, délimitée par des lignes pointillées. A) La différence de masse est complètement éliminée et le rattrapage est complet. B) La différence de masse est réduite mais le rattrapage est incomplet.

### *Sommaire des stratégies de croissance*

Les études qui montrent que des animaux connaissant des périodes de contrainte de leur croissance peuvent ensuite rattraper ce déficit de croissance trouvent en fait que ces animaux font de la croissance de rattrapage. Toutefois, elles en traitent souvent comme étant de la croissance compensatoire (Alonso-Alvarez *et al.*, 2007; Birkhead *et al.*, 1999; Jobling, 2010). L'observation de rattrapage n'explique toutefois pas quelle stratégie de croissance a été employée pour l'effectuer. La croissance de rattrapage n'est pas en soit une stratégie de croissance mais en est plutôt le résultat. Pour comprendre comment la croissance de rattrapage se produit, il faut déterminer quelle stratégie de croissance est employée à cet effet; soit la croissance compensatoire et/ou le prolongement de la croissance.

## **Conséquences des différentes stratégies de croissance**

La croissance de rattrapage permet de contrer, du moins en partie, les effets sur la masse adulte d'un épisode au cours duquel la croissance est contrainte. Ceci devrait diminuer l'effet négatif à long terme qu'aurait une masse adulte inférieure sur l'aptitude des animaux. Toutefois, le rattrapage nécessite un investissement supérieur dans la croissance pendant la période au cours de laquelle il s'effectue. Selon la théorie des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992), on devrait donc s'attendre à ce que cet investissement implique un compromis dans l'allocation des ressources au détriment d'autres traits de vie, tel le développement anatomique et physiologique, le maintien somatique, la défense contre les parasites et pathogènes et la reproduction (Arendt, 1997; Mangel & Munch, 2005). Ainsi, la croissance de rattrapage devrait apporter des coûts. Par contre, pour qu'elle soit favorisée par la sélection naturelle, la croissance de rattrapage devrait apporter des bénéfices en termes d'aptitude supérieurs à ses coûts (Partridge & Harvey, 1988). Plusieurs études mettent en évidence des coûts de la croissance de rattrapage (Metcalf & Monaghan, 2001). Certains des coûts se manifestent immédiatement lors de la période de rattrapage (Gotthard, 2000) mais de plus en plus, on découvre que des coûts se manifestent à long terme au cours de la vie de l'animal (Metcalf & Monaghan, 2001).

La plupart des études traitant de ce sujet ne déterminent ou n'indiquent pas clairement si le rattrapage est le résultat de croissance compensatoire ou d'un prolongement de la croissance. Pourtant, ces deux stratégies font intervenir des mécanismes différents pour effectuer du rattrapage. La première nécessite une accélération du taux de croissance à une masse spécifique tandis que le second s'effectue simplement en croissant sur une plus longue période. En considérant cette différence de mécanisme, on constate que ces deux stratégies devraient engendrer des coûts différents. Bien que la littérature faisant une distinction entre ces deux stratégies soit limitée, nous essaierons dans les prochaines sections de décrire les coûts potentiels de ces deux stratégies. La plupart des ouvrages cités ne traitent pas de grands mammifères, mais bien d'espèces d'autres taxons, et leurs résultats proviennent principalement d'expériences en milieu contrôlé, dans un laboratoire.



### *Coûts de la croissance compensatoire*

La croissance compensatoire se déclenche habituellement en réponse à un changement favorable des conditions environnementales (Bjorndal *et al.*, 2003; Jobling, 2010; Metcalfe & Monaghan, 2001; Nicieza & Metcalfe, 1997; Wilson & Osbourn, 1960). À la suite de ce changement, une période d'hyperphagie permet l'absorption des calories supplémentaires nécessaires à l'accélération du taux de croissance (Hayward *et al.*, 1997; Metcalfe & Monaghan, 2001; Nicieza & Metcalfe, 1997; Wilson & Osbourn, 1960). En conséquence, l'animal doit passer plus de temps à rechercher de la nourriture et à se nourrir, ce qui peut résulter en une exposition aux prédateurs accrue. Une augmentation du risque de prédation est donc un coût immédiat potentiel de cette période d'hyperphagie (Gotthard, 2000; Munch & Conover, 2003; Nylín & Gotthard, 1998; Sorci *et al.*, 1996). Toutefois, ceci pourrait être difficile à détecter si les individus victimes de prédation sont éliminés avant qu'ils ne connaissent de la croissance compensatoire.

Les coûts à court terme de la croissance compensatoire sont peu documentés. Toutefois, puisque qu'elle implique un taux de croissance anormalement rapide à une taille donnée, ses coûts devraient être semblables à ceux documentés pour la croissance rapide. Un de ces coûts est une moins bonne performance de locomotion. On a trouvé chez plusieurs espèces que des individus qui ont un plus fort taux de croissance se déplacent moins rapidement (Arendt, 2003; Billerbeck *et al.*, 2001; Criscuolo *et al.*, 2011; Farrell *et al.*, 1997; Li *et al.*, 2007) et peuvent aussi avoir une moins bonne endurance (Billerbeck *et al.*, 2001). On devrait donc s'attendre à ce que la croissance compensatoire apporte un coût sur la performance locomotrice. C'est en effet ce qu'ont indiqué des études récentes chez l'épinoche *Gasterosteus aculeatus* (Alvarez & Metcalfe, 2007; Lee *et al.*, 2010). De plus, on a trouvé chez d'autres espèces de poissons une relation négative entre le taux de croissance et la résistance du squelette (Arendt & Wilson, 2000; Arendt *et al.*, 2001). Ceci pourrait être une cause ou du moins exacerber la performance locomotrice réduite associée à la croissance rapide. Aussi, la faible résistance squelettique des individus connaissant une forte croissance pourrait les rendre plus susceptibles à subir des blessures graves lors d'attaques de prédateurs ou d'accidents. Ainsi, les individus connaissant

une croissance rapide lors de la croissance compensatoire pourraient connaître un plus faible taux de survie à cause de leur vulnérabilité à la prédation et aux accidents due à une moins bonne locomotion et une moindre résistance squelettique.

Les plus récentes recherches suggèrent que les coûts de la croissance compensatoire se manifestent souvent à long terme et en fin de vie (Metcalf & Monaghan, 2001). On remarque chez plusieurs espèces une association à une diminution de la longévité. Par exemple, la croissance compensatoire a été associée à une réduction de la longévité attribuée à un raccourcissement des télomères chez le rat *Rattus norvegicus* (Jennings *et al.*, 1999); une réduction de l'espérance de vie chez le diamant mandarin *Taeniopygia guttata* (Birkhead *et al.*, 1999) et une réduction de la longévité lors de carence alimentaire chez la coccinelle *Harmonia axyridis* (Dmitriew & Rowe, 2007). La croissance compensatoire a aussi été associée à une réduction des fonctions immunitaires chez la demoiselle *Lestes viridis* (De Block & Stoks, 2008b) et à une augmentation du risque de maladies cardiaques coronaires chez l'être humain (Eriksson *et al.*, 1999; Forsen *et al.*, 1999). La croissance compensatoire peut donc comporter un coût en longévité.

Certains de ces coûts impliquent des compromis typiques de la théorie des traits d'histoire de vie (Stearns, 1992). Par exemple, la réduction des fonctions immunitaires chez la demoiselle représente un compromis entre la croissance et le maintien des fonctions immunitaires. Par contre, d'autres coûts – tel le stress oxydatif chez le diamant mandarin – sont encore mieux expliqués par la théorie des radicaux libres (free radical theory of aging) et la théorie du soma jetable (disposable soma theory). Selon la théorie des radicaux libres, des réactifs oxygénés (connus en anglais sous l'acronyme ROS pour reactive oxygen species) produits lors de la respiration cellulaire seraient la cause du vieillissement (Beckman & Ames, 1998; Harman, 1956). Ces radicaux libres sont principalement produits lors du métabolisme aérobie par les mitochondries et peuvent causer des dommages cumulatifs à toutes les classes de macromolécules biologiques (lipides, acides nucléiques et protéines) causant ainsi la sénescence des cellules et des organismes (Beckman & Ames, 1998). Le taux de production de radicaux libres est corrélée au taux métabolique d'un organisme (Beckman & Ames, 1998).

Le dommage oxydatif est donc un coût de la croissance puisque qu'il s'agit d'un processus qui est demandant d'un point de vue métabolique (Fischer *et al.*, 2004; Stoks *et al.*, 2006).

Il est possible d'intégrer les mécanismes proximaux du vieillissement expliqués par la théorie de radicaux libres avec les raisons ultimes du vieillissement tels que décrits par la théorie du soma jetable. Selon cette théorie, les bénéfices en termes d'aptitude phénotypique qu'apporte un investissement des ressources favorisant la reproduction font que l'investissement dans la maintenance du soma n'est pas suffisante pour éviter la détérioration et donc la sénescence de celui-ci (Kirkwood, 2002; Kirkwood & Rose, 1991). La théorie des traits d'histoires de vie et celle du soma jetable ne sont pas mutuellement exclusives. En fait, la théorie du soma jetable peut être considérée comme un sous-développement de la théorie des traits d'histoire de vies qui implique un compromis entre la reproduction et la maintenance. En liant la maintenance à la survie, elle offre une explication proximale du compromis entre la reproduction et la survie.

En intégrant la théorie du soma jetable avec celle des radicaux libres on explique donc que la maintenance du soma n'est pas assurée parce que sa protection contre les oxydants n'est pas suffisante. Cette protection est modulée par la production d'oxydants, la défense apportée par les antioxydants ainsi que la réparation des dommages oxydatifs (Beckman & Ames, 1998; Hulbert *et al.*, 2007; Kirkwood, 2002; Metcalfe & Alonso-Alvarez, 2010) Ainsi, si la production d'oxydants est supérieure à celle d'antioxydants, l'organisme connaîtra des dommages cellulaires. Ensuite, les dommages non-réparés s'accumuleront menant ainsi au vieillissement. Ce processus est dynamique et le taux d'accumulation des dommages oxydatifs peut augmenter tant dans le cas d'une augmentation de la production d'oxydants que dans le cas d'une diminution des défenses antioxydantes ou de la réparation (Beckman & Ames, 1998).

Dans le contexte de la croissance compensatoire, il est possible d'interpréter l'investissement accru dans la croissance comme un investissement dans la reproduction puisque la taille adulte est un déterminant du succès reproducteur chez plusieurs espèces (Berglund & Rosenqvist, 1990; Hutchings *et al.*, 1999; Madsen & Shine, 1993; Simmons, 1988), incluant des grands

mammifères (Clutton-Brock *et al.*, 1988; Hewison & Gaillard, 2001; Le Boeuf & Reiter, 1988; Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010). Un investissement supérieur dans la croissance lors de la période de compensation devrait impliquer une augmentation du taux métabolique et donc de la production de radicaux libres. Si cette augmentation n'est pas contrebalancée par une augmentation correspondante des défenses ou de la réparation, l'organisme devrait connaître une augmentation des dommages oxydatifs. Alternativement ou en surcroît, l'investissement dans la croissance pourrait se faire au détriment des défenses ou réparations antioxydantes et ainsi mener à une augmentation des dommages oxydatifs (Metcalf & Alonso-Alvarez, 2010; Monaghan *et al.*, 2009). Ainsi, le dommage oxydatif dû à la croissance représente un coût de l'investissement préférentiel dans la reproduction via la croissance, conformément à la théorie du soma jetable. Conformément aux théories des radicaux libres et du soma jetable, il a été montré que la croissance rapide – parfois dans le contexte de croissance compensatoire – peut autant augmenter la production d'oxydants que diminuer les défenses antioxydantes ou la réparation de celles-ci (Alonso-Alvarez *et al.*, 2007; Blount *et al.*, 2003; Crescenzo *et al.*, 2006; Rosa *et al.*, 2008; Tarry-Adkins *et al.*, 2008). D'autres études montrent une augmentation du dommage oxydatif résultant de la croissance sans en déterminer la cause exacte (augmentation de la production ou diminution de défenses et de la réparation) (De Block & Stoks, 2008a; Pascual *et al.*, 2003). Notamment, Nussey *et al.* (2009) ont trouvé une relation entre les niveaux de dommages oxydatifs et le taux de croissance des agneaux chez le mouton de Soay (*Ovis aries*). Ce résultat est particulièrement intéressant puisqu'il a été trouvé chez un ovidé comme le mouflon. Toutefois, aucun lien n'est fait avec ces dommages oxydatifs en début de vie et la performance en fin de vie des individus puisqu'il s'agit d'une étude transversale.

En somme, la croissance compensatoire peut se produire grâce à un investissement différentiel dans la croissance. Ceci se fait au détriment de plusieurs fonctions telles la défense contre les prédateurs, le développement des facultés de locomotion, la formation des os et la maintenance du soma. Ainsi, la croissance compensatoire porte des coûts immédiats, à court et à long terme qui devraient diminuer la survie des individus qui l'emploient. Ces coûts

seraient contrebalancés par les bénéfices qu'apporte l'atteinte d'une taille adulte supérieure à celle qui aurait été atteinte sans compensation, particulièrement dans la reproduction.

### *Coûts du prolongement de la période de croissance*

La croissance de rattrapage par prolongement de la croissance implique un taux de croissance supérieur à celui des congénères qui ont cessé de croître pendant que les individus qui font du rattrapage continuent leur croissance. On peut donc supposer que les individus qui prolongent leur croissance y investissent aussi une plus grande quantité de ressources. Dans un tel contexte, il serait possible que les coûts du prolongement de la croissance soient les mêmes que ceux de la croissance compensatoire puisque les deux stratégies impliquent un investissement supérieur dans la croissance. Toutefois, ces deux stratégies diffèrent car elles se déroulent habituellement à différents stades dans la vie des animaux. La croissance compensatoire se produit souvent avant l'âge de maturation sexuelle (Gotthard, 2000; Jennings *et al.*, 1999; Sorci *et al.*, 1996) tandis que le prolongement de la croissance provoque souvent un retard de la maturation sexuelle (Alonso-Alvarez *et al.*, 2006; Green & Rothstein, 1991; Martin & Festa-Bianchet, 2012; Nilsen *et al.*, 2010). Ceci a deux implications importantes. Premièrement, le prolongement de la croissance semble se produire grâce à un investissement différentiel dans la croissance au détriment de la reproduction plutôt qu'au détriment des fonctions précédemment décrites dans le cas de la croissance compensatoire. Deuxièmement, même si les individus qui prolongent leur croissance devraient avoir une production supérieure de radicaux libres, cet effet pourrait être contrebalancé par le fait qu'ils se ne reproduisent pas. La reproduction exige une hausse du métabolisme et augmente donc la production de radicaux libres (Beckman & Ames, 1998; Hoppeler & Weibel, 2005). Les individus qui cessent de croître seraient donc sujets à une nouvelle source d'oxydants lorsqu'ils commencent à se reproduire. Ceci devrait avoir comme effet d'effacer ou du moins de tamponner la différence de stress oxydatif qui devrait exister entre ces derniers et les individus qui prolongent leur croissance.

Ainsi, le coût principal du prolongement de la croissance serait un délai de la maturité sexuelle. Ceci devrait diminuer la fécondité à vie par la perte d'opportunités de reproduction. Par contre, pour que cette stratégie soit sélectionnée, le rattrapage par le prolongement de la croissance devrait apporter des bénéfices supérieurs à ses coûts. Par exemple, le délai de la primiparité pourrait être contrebalancé par une masse adulte supérieure qui se traduit en une meilleure survie (Festa-Bianchet *et al.*, 1997) et une plus grande longévité (Bérubé *et al.*, 1999; Gaillard *et al.*, 2000a).

### **Importance de la masse adulte chez les grands mammifères**

Chez les grands mammifères, la masse adulte a un effet important sur l'aptitude phénotypique via son effet sur le succès reproducteur et la longévité. Les femelles chez la plupart des grands mammifères sont considérées comme étant des reproducteurs à capital puisqu'elles subviennent aux besoins énergétiques de la reproduction – principalement la gestation et la lactation - en puisant dans leurs réserves énergétiques accumulées auparavant (Gaillard *et al.*, 2000b; Stearns, 1992). Leur masse est un indicateur de l'ampleur de ces réserves et elle devrait donc avoir un effet positif sur leur succès reproducteur. En effet, on remarque que la masse des femelles chez plusieurs espèces de grands mammifères a un effet positif sur plusieurs déterminants de leur succès reproducteur tel leur fécondité (Hewison & Gaillard, 2001; Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010; Sand, 1998), la survie de leur progéniture (Clutton-Brock *et al.*, 1988; Festa-Bianchet *et al.*, 1998) et la condition corporelle de leur progéniture (Birgersson & Ekvall, 1997; Kojola, 1993). Ainsi, la masse des femelles peut avoir un effet positif sur le succès reproducteur soit directement par le nombre de rejetons qu'elles produisent ou indirectement par l'aptitude de leur progéniture.

Chez les grands mammifères, les individus qui ont une plus grande masse ont un métabolisme plus lent et de plus grandes réserves énergétiques (Gaillard *et al.*, 2000b; Hulbert *et al.*, 2007; Pelletier *et al.*, 2007), ce qui, entre autres, augmente leurs chances de survie en cas de disette alimentaire. Les individus ayant une masse plus importante ont donc un plus haut taux de survie (Festa-Bianchet *et al.*, 1997), ce qui se traduit chez plusieurs espèces en un effet positif

sur leur longévité (Bérubé *et al.*, 1999; Gaillard *et al.*, 2000b). La longévité est un déterminant important de l'aptitude phénotypique à vie chez ces espèces puisqu'elle permet un plus grand nombre de reproductions, ce qui résulte en une plus importante fécondité à vie (Clutton-Brock, 1988; Gaillard *et al.*, 2000b; Le Boeuf & Reiter, 1988).

Chez les femelles grands mammifères, la masse adulte comporte donc plusieurs avantages qui peuvent se traduire en une plus grande aptitude phénotypique et apporter une sélection pour les individus ayant une plus grande masse (Clutton-Brock *et al.*, 1988; Gaillard *et al.*, 2000b; Poissant *et al.*, 2008). Des stratégies permettant d'effectuer de la croissance de rattrapage pourraient donc être sélectionnées chez les femelles qui connaissent des mauvaises périodes de croissance. En effet, chez plusieurs espèces, des individus connaissant des périodes de croissance inférieure peuvent y pallier, du moins partiellement, afin de réduire leurs effets sur leur masse en tant qu'adulte (Green & Rothstein, 1991; Martin & Festa-Bianchet, 2012; Nieceza & Metcalfe, 1997; Rughetti & Festa-Bianchet, 2010). Il est donc possible pour certains grands mammifères d'emprunter des stratégies de croissance différentes pour compenser des contraintes sur leur croissance à un stade de leur développement.

### **Effets de l'environnement sur la croissance**

Bien qu'il soit généralement adaptatif pour les grands mammifères d'atteindre une grande masse adulte, on remarque qu'il existe parfois chez ces animaux une importante variation dans ce trait (Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Hewison, 1996; Pettorelli *et al.*, 2002). Une certaine proportion de cette variation est expliquée par l'effet de l'environnement lors de la croissance en bas âge (Gaillard *et al.*, 1993a; Weladji & Holand, 2003), ce qui peut ensuite avoir d'importantes répercussions sur leur masse en tant qu'adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 2000; Pettorelli *et al.*, 2002). Plus particulièrement, une carence de nutriments peut réduire la croissance d'un jeune animal menant à une masse adulte sub-optimale (Gallego *et al.*, 2009; Landete-Castillejos *et al.*, 2005; Metcalfe & Monaghan, 2001).

Une carence de nutriments en bas âge peut être le résultat de différentes contraintes dans l'environnement développemental de l'animal provenant entre autres d'effets maternels, météorologiques ou populationnels sur la disponibilité de ressources alimentaires. Les effets maternels se produisent lorsque le phénotype d'un organisme est déterminé non seulement par son génotype et son environnement, mais aussi par le phénotype maternel (Bernardo, 1996). Chez les grands mammifères, un effet maternel important peut se produire lorsque le phénotype de la mère – par exemple sa taille - limite la quantité et/ou la qualité de nutriments qu'elle peut transmettre à sa progéniture, ce qui peut réduire la croissance des rejetons (Bowen *et al.*, 2001; Gendreau *et al.*, 2005; Landete-Castillejos *et al.*, 2009). Il est aussi possible que l'historique reproducteur de la mère puisse affecter son rejeton. Par exemple, chez le mouflon d'Amérique, des agneaux nés d'une brebis ayant sevré un agneau mâle l'année précédente ont une croissance inférieure lors de leur premier été que ceux qui sont nés après un agneau femelle (Martin & Festa-Bianchet, 2010). Le sexe du rejeton précédent peut ainsi avoir un effet sur la croissance en bas âge des mouflons. La masse au sevrage est un prédicteur important de la survie hivernale des agneaux (Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Rioux-Paquette *et al.*, 2011) et les agneaux nés après un mâle ont également une moins bonne survie hivernale (Bérubé *et al.*, 1996). Les conditions climatiques peuvent aussi affecter la croissance en bas âge puisqu'elles peuvent faire varier la qualité, la quantité et la disponibilité de nourriture, particulièrement via leur effet sur la phénologie des plantes (Gaillard *et al.*, 1993b; Pettorelli *et al.*, 2006; Post & Stenseth, 1999; Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010; Weladji & Holand, 2003). La densité de population - soit le nombre d'animaux par unité de surface - peut constituer une contrainte à la croissance des animaux en bas âge. Une plus haute densité de population augmente la compétition pour les ressources alimentaires, ce qui diminue leur disponibilité. Les animaux qui croissent à de fortes densité ont donc des plus faibles taux de croissance (Hewison *et al.*, 2002; Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010; Smith, 1993). Évidemment, ces différents types de contraintes ne sont pas exclusifs et peuvent agir simultanément (Rodriguez-Hidalgo *et al.*, 2010), exacerbant ainsi leurs effets.

Peu importe leur cause, les carences nutritives résultent en des périodes pendant lesquelles la croissance est diminuée. On remarque souvent dans de tels cas que la masse des individus est



amoindrie à chaque stade subséquent de leur développement, ce qui mène éventuellement à une masse adulte réduite par rapport à des congénères n'ayant pas connu de contraintes semblables sur leur croissance. Ceci peut se manifester par une corrélation positive entre la masse en bas âge et la masse adulte (Festa-Bianchet *et al.*, 2000; Pettoirelli *et al.*, 2002). Toutefois, une telle corrélation peut ne pas être apparente au niveau populationnel s'il se produit une mortalité sélective des plus petits individus en début de vie de telle manière qu'ils ne puissent pas être considérés en tant qu'adultes. Malgré ceci, si la masse en bas âge a un effet important sur la masse adulte, on s'attendrait à ce qu'une carence nutritive en bas âge ait un effet négatif sur l'aptitude phénotypique des individus dû à son effet négatif sur leur masse adulte.

### **Effet de la date de naissance sur la masse adulte**

Un autre facteur qui pourrait influencer la masse adulte des grands mammifères est la date de naissance. Dans des environnements saisonniers, les plantes croissent pendant une saison limitée. Les naissances des espèces évoluant dans de tels environnement sont synchronisées avec le début de cette saison afin de prendre avantage de la pleine durée de cette saison pour maximiser la croissance des nouveau-nés (Côté & Festa-Bianchet, 2001; Feder *et al.*, 2008). Dans de telles circonstances, les animaux qui naissent tardivement ont une plus courte période pour croître et ont donc une masse plus faible en fin de saison (Côté & Festa-Bianchet, 2001; Feder *et al.*, 2008). Ceci peut se traduire en un plus faible taux de survie jusqu'à la saison de croissance suivante. S'ils survivent à leur premier hiver, ces animaux devraient avoir une masse moins importante à chaque stade de développement subséquent, étant donné une corrélation entre la masse à différents âges.

### **Croissance de rattrapage chez le mouflon d'Amérique**

Chez le mouflon d'Amérique, la croissance se déroule de la naissance jusqu'à l'âge de 7 ans, quand les animaux atteignent une masse adulte asymptotique (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). La croissance se produit principalement en été et elle est accompagnée d'une perte de poids en

hiver qui est observable chez toutes les classes d'âges à l'exception des agneaux (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). La croissance estivale est linéaire en début de vie soit à l'âge de 0-1 ans tandis qu'elle est quadratique - soit plus rapide en début d'été et plus lente par la suite - de 2 à 7 ans (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). Les mouflons connaissent de la sénescence de masse en fin de vie, soit à partir de 11 ans (Bérubé *et al.*, 1999). La masse adulte et la plasticité saisonnière de masse sont des traits héritable chez le mouflon (Coltman *et al.*, 2005; Pelletier *et al.*, 2007; Réale & Festa-Bianchet, 2000; Réale *et al.*, 1999).

La croissance et la masse des agneaux sont affectés par des facteurs populationnels et des effets maternels. La densité de population a un effet négatif sur la croissance des agneaux (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010) et réduit la masse des femelles jusqu'à 2 ans (Leblanc *et al.*, 2001). Des effets maternels existent chez le mouflon puisque les agneaux dépendent grandement de leur mère pour leur nutrition lors de leur premier été. Immédiatement après leur naissance les agneaux sont nourris exclusivement de lait. Au cours de l'été, l'allaitement des agneaux par les brebis diminue et ils augmentent le temps au cours duquel ils broutent (Festa-Bianchet, 1988). Parmi les effets maternels, la masse des femelles est positivement corrélée avec celle de leurs agneaux (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998). Les agneaux de femelles primipares ou âgées sont aussi plus légers (Martin & Festa-Bianchet, 2010). Les effets maternels qui affectent la survie des agneaux lors de leur premier hiver le font possiblement via un effet sur la masse au sevrage, qui est un déterminant important de ce trait de vie (Festa-Bianchet *et al.*, 1997). L'âge de la mère (Festa-Bianchet & King, 2007) et l'historique reproducteur de la mère, incluant le sexe de l'agneau sevré l'année précédente (Bérubé *et al.*, 1996), pourraient ainsi affecter la masse au sevrage.

Chez le mouflon, la masse adulte a un effet positif sur plusieurs déterminants de l'aptitude phénotypique. Les femelles sont considérés comme étant des reproducteurs à capital (Stearns, 1992). Elles dépendent largement de leurs réserves pour rencontrer les demandes énergétiques de la reproduction. Conséquemment, leur taille devrait affecter leur succès reproducteur (Gaillard *et al.*, 2000b). En effet, chez les brebis, la masse adulte a un effet positif sur le succès reproducteur à vie (Festa-Bianchet *et al.*, 1998). Ceci s'explique par l'effet positif de la

masse adulte sur plusieurs déterminants du succès reproducteur tel l'âge de primiparité (Jorgenson *et al.*, 1993), la masse des agneaux (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998) et la date de mise bas (Feder *et al.*, 2008). Les femelles les plus lourdes connaissent aussi moins de coûts de la reproduction quand les conditions environnementales sont difficiles à haute densité de population (Festa-Bianchet *et al.*, 1998). La masse des brebis a aussi un effet sur leur probabilité de survie et leur longévité (Bérubé *et al.*, 1999; Festa-Bianchet *et al.*, 1997; Gaillard *et al.*, 2000b). La longévité a un effet positif sur le succès reproducteur à vie (Bérubé *et al.*, 1999).

Comme l'indiquent les avantages adaptatifs décrits ci-dessus, la masse adulte devrait être sous sélection chez les femelles mouflon. Pour cette raison, il est possible que la croissance de rattrapage se produise chez cette espèce. En effet, plusieurs études sur *Ovis canadensis* indiquent qu'il se produit de la croissance de rattrapage chez cette espèce. Par exemple, la masse en tant qu'agneau des brebis n'est qu'un faible déterminant de la masse adulte et le gain de masse à un an a un effet positif sur la masse adulte, ce qui suggère de la croissance de rattrapage (Festa-Bianchet *et al.*, 2000). De plus, une relation négative existe entre la densité de population lors de l'année de naissance et la masse corporelle des brebis à 2 ans, mais aucune relation n'existe au-delà de cet âge (Leblanc *et al.*, 2001). Ceci suggère que les brebis nées à plus forte densité qui avaient une taille inférieure à 2 ans auraient rattrapé ce déficit de croissance au-delà de trois ans. Toutefois, cet effet pourrait aussi être dû à la disparition sélective des individus plus légers entre 2 et 3 ans. Plus récemment, Martin et Festa-Bianchet (2012) ont montré de la croissance de rattrapage explicitement en calculant que les brebis nullipares étaient plus légères mais qu'elles perdaient en moyenne 3.2 kg (27%) de moins en hiver et gagnaient 0.8 kg (6%) de plus en été que les femelles primipares.. Les femelles ayant un âge de primiparité plus tardif étaient donc plus légères à un an mais cette différence disparaissait à l'âge de 6 ans. Cet effet dépendait de la densité de population; à plus haute densité toutes les brebis étaient primipares plus tardivement.

Les brebis semblent donc effectuer de la croissance de rattrapage en repoussant leur primiparité. L'association de la croissance de rattrapage avec un délai de la primiparité

suggère une prolongation de la croissance par les femelles moins massives. Plutôt que d'accélérer leur croissance par rapport aux femelles plus massives, elles maintiennent un taux de croissance plus élevé lorsque la croissance de ces dernières ralentit à cause des demandes de leur reproduction.

### **L'équation de Lopez : une équation de Michaelis-Menten généralisée pour l'analyse de la croissance**

Pour pouvoir comprendre les stratégies de croissance des mouflons, il est important de décrire leur trajectoire de croissance individuelle interannuelle. Ceci permet de considérer la croissance comme un phénomène continu et dynamique au cours duquel la croissance passée peut influencer la croissance future. La comparaison des patrons de croissance au niveau individuel, limitée aux individus ayant survécu jusqu'à l'âge de masse asymptotique, permet aussi d'éviter les effets dû à la disparition biaisée d'individus plus légers dans les classes d'âges supérieures, comme c'est le cas lorsqu'on examine la croissance au niveau populationnel. Une telle analyse peut se faire par l'ajustement d'une courbe aux données individuelles de masse en fonction de l'âge. L'ajustement d'une courbe de croissance permet de décrire la trajectoire de l'augmentation de la masse des animaux avec quelques paramètres qui caractériseront la croissance et qui se prêteront à l'analyse. Pour que l'analyse soit valable, il faut donc que la courbe ait un bon ajustement aux données et qu'elle possède des paramètres interprétables biologiquement.

L'équation de Michaelis-Menten est à l'origine utilisée en biochimie pour décrire les réactions enzymatiques (Michaelis & Menten, 1913). Elle décrit le taux de réaction des enzymes avec le substrat en fonction de sa concentration. Lorsque la concentration de substrat augmente, le taux de réaction augmente jusqu'à une valeur asymptotique à laquelle l'augmentation de la concentration de substrat ne produit plus d'augmentation du taux de réaction, c'est-à-dire la concentration à laquelle l'enzyme est saturé (Bolker, 2007; Crawley, 2007). L'équation de Michaelis-Menten est aussi utilisée dans d'autres domaines sous d'autres noms pour décrire la dynamique d'une variable qui croît vers un point de saturation auquel sa croissance cesse. Par

exemple, en écologie elle est connue sous le nom de l'équation de Hollings de type II et permet de décrire le taux de prédation d'une proie en fonction de sa densité (Bolker, 2007; Crawley, 2007).

Plus récemment, l'équation de Michaelis-Menten a été modifiée par Lopez pour qu'elle puisse être utilisée pour l'analyse de la croissance des animaux (Kuhi *et al.*, 2003; Lopez *et al.*, 2000). Cette nouvelle équation décrit l'augmentation de la taille corporelle en fonction du temps. Dans cette équation, la taille corporelle d'un animal augmente au fil du temps jusqu'à l'atteinte de son maximum, point auquel elle devient asymptotique. La taille maximale de l'animal représente donc le point de saturation de l'équation de Michaelis-Menten d'origine.

L'équation de Lopez prend la forme suivante :

$$W = \frac{W_0 K^c + W_f t^c}{K^c + t^c}$$

Dans cette équation,  $W$  est la taille corporelle à un temps  $t$ ,  $W_0$  est la taille à un temps 0,  $W_f$  est la taille à un temps infini,  $K$  est une constante qui indique le temps auquel la moitié de la taille maximale est atteinte et  $c$  est une constante positive qui détermine la forme de la courbe.

L'équation de Lopez est adéquate pour décrire la croissance de plusieurs espèces animales, incluant des ongulés (Kuhi *et al.*, 2003; Lopez *et al.*, 2000). L'avantage de cette équation est sa flexibilité pour générer des courbes de différentes formes. Le paramètre  $c$  permet de générer des courbes plus ou moins sigmoïdes ou hyperboliques. Ceci devrait permettre à cette courbe de s'ajuster convenablement aux données de croissance interannuelle des mouflons qui semblent prendre une forme soit légèrement sigmoïde ou hyperbolique (Fig. 3). De plus, l'équation de Lopez calcule des courbes avec des points d'inflexion variable. Le point d'inflexion marque le moment où la courbe atteint sa pente maximale. Dans le contexte de cette recherche, il est désirable d'avoir un point d'inflexion variable puisque nous nous attendons à ce que les mouflons atteignent leur croissance maximale à différents moments,

d'où la croissance compensatoire et le prolongement de la croissance. De plus, la flexibilité du point d'inflexion de la courbe permet souvent d'obtenir un meilleur ajustement de la courbe de croissance aux données (Kuhi *et al.*, 2003; Lopez *et al.*, 2000)

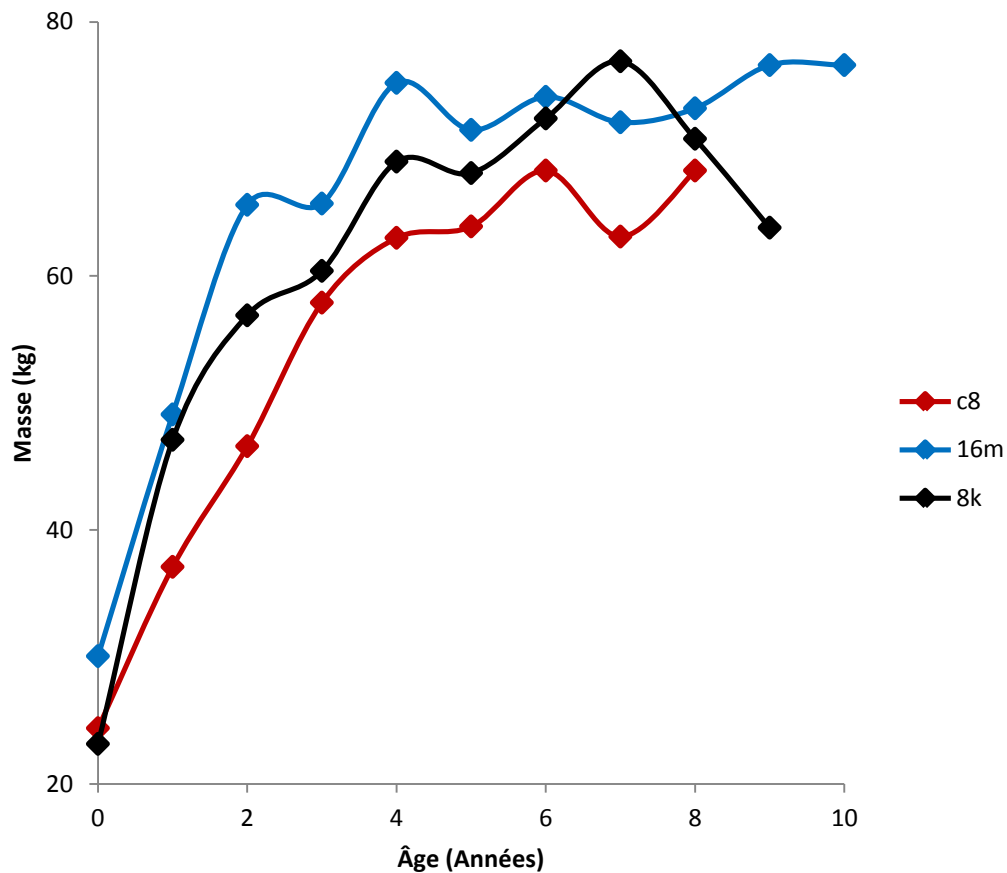


FIGURE 3: Masse en fonction de l'âge de trois brebis provenant de Ram Mountain, Alberta. Les masses sont estimées au 15 septembre pour chaque âge avec la méthode de Festa-Bianchet *et al.* (1996). Les données de chaque brebis sont identifiées par leurs numéros d'identité et sont liées par des courbes lissées pour faciliter la visualisation de leurs trajectoires.

D'autres équations fréquemment utilisées pour calculer des courbes de croissance sont celles de Richards, Gompertz et Weibull (France *et al.*, 1996; Lopez *et al.*, 2000; Porter *et al.*, 2010; Schulin-Zeuthen *et al.*, 2008). Ces équations peuvent uniquement générer des courbes sigmoïdes (Lopez *et al.*, 2000; Maruyama *et al.*, 2001; Schulin-Zeuthen *et al.*, 2008). Malgré qu'elles puissent générer des courbes très peu sigmoïdes qui peuvent converger avec une

croissance hyperbolique (Lopez *et al.*, 2000; Maruyama *et al.*, 2001), leur forme reste un désavantage dans de telles situations. Puisque nous ne savons pas exactement quelle forme prennent les courbes de croissance des mouflons, il est préférable d'employer une équation qui offre la plus grande flexibilité pour s'ajuster aux données, soit l'équation de Lopez. De plus, les équations de Richards, Gompertz et Weibull ont seulement 2 paramètres interprétables biologiquement tandis que l'équation de Lopez en a 3 ( $W_0$ ,  $W_f$  et  $K$ ).

L'équation de Lopez semble donc être un choix judicieux pour modéliser la croissance individuelle à vie des mouflons. Pour ce faire, nous utiliserons la masse des individus comme mesure de taille et leur âge comme mesure de temps. Ceci permettra de formuler des prédictions quant au comportement des courbes pour tester des hypothèses sur les stratégies de croissance des mouflons.

### **Contexte de l'étude**

La population de mouflons qui fait l'objet de cette étude se trouve à Ram Mountain, une montagne isolée située dans l'ouest de l'Alberta au Canada (52° N, 115 ° W). Elle est séparée de la cordillère principale des montagnes Rocheuses par environ 30 km de forêt boréale. L'habitat utilisé par les mouflons en cet endroit est constitué d'environ 38 km<sup>2</sup> de toundra alpine et de forêts subalpines.

Depuis 1974, un suivi annuel de la population de mouflons de Ram Mountain s'effectue d'environ mai à octobre. La plupart des femelles sont capturées et pesées 2-5 fois par année chaque année de leur vie. À leur première capture à vie, elles se font assigner un numéro d'identification et sont marquées à l'aide d'étiquettes aux oreilles pour l'identification sur le terrain et lors de prochaines captures. Elles peuvent ainsi être identifiées et suivies tout au cours de leurs vies. Leur statut reproducteur est déterminé chaque saison en observant les associations agneaux-femelles ou en notant la présence de signes de lactation lors des captures. Depuis 1974, plus de 95% des individus dans la population sont marqués chaque

année (Jorgenson *et al.*, 1993). Il est donc possible à chaque année d'effectuer un recensement de la population et de connaître le nombre précis de mouflons pour chaque classe d'âge et de sexe. L'émigration hors de la population est rare (Jorgenson *et al.*, 1993). Le recensement permet ainsi de confirmer la survie des individus à chaque année et donc de déterminer leur longévité.

Entre 1972 et 1980, le nombre de femelles de 2 ans et plus dans la population a été artificiellement maintenu entre 30-35 individus en enlevant 12-24% des brebis chaque année. Suivant cette période d'intervention humaine, la population a connu un période de croissance rapide qui culmina en 1992 avec 104 femelles (Fig. 4). La population connût ensuite un déclin abrupte qui se poursuivit jusqu'en 2002. Depuis, le nombre de femelles oscille entre 15 et 25. Les femelles ont des patrons d'utilisation traditionnels de leur habitat et les dimensions de leur aire de répartition ne changent pas en réponse à la taille de la population (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998). Ainsi, ces fluctuations de la taille de la population eurent un effet proportionnel sur la densité de population. Ceci créa un gradient de densité de population et donc de conditions de croissance changeante pour les brebis. La densité de population diminue la croissance en début de vie des brebis et constitue donc une contrainte environnementale importante sur la croissance en bas âge. La variation de densité de population et les mesures de masse récoltées au cours de l'étude permettent donc de comparer les stratégies de croissance d'individus qui ont connu des différents niveaux de contraintes en début de vie. Les données individuelles à long terme récoltées au cours de l'étude permettent ensuite d'évaluer l'effet de leur croissance sur leur reproduction et survie.



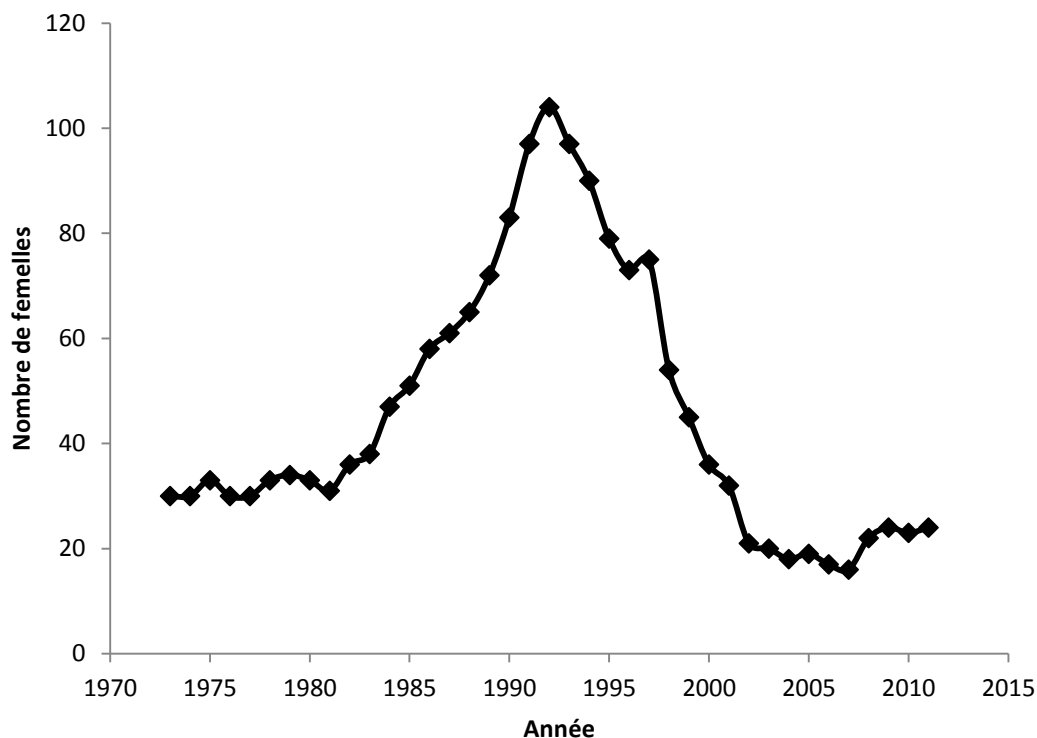


FIGURE 4: Nombre de femelles adultes (2 ans et plus) dans la population de mouflons d'Amérique de Ram Mountain, Alberta, de 1973 à 2011.

Les stratégies de croissance des grands mammifères en milieu sauvage ont jusqu'à présent été le sujet de très peu d'études notamment parce que ce sujet requiert des données de taille corporelle provenant de suivis longitudinaux des individus. Ces données sont complexes à obtenir, nécessitent une rigueur d'étude qui est difficile maintenir au fil du temps et elles sont donc rares. La base de données sur les mouflons d'Amérique de Ram Mountain offre donc une opportunité exceptionnelle de se pencher sur ce sujet.

## Objectifs

L'objectif général de ma maîtrise est d'abord de déterminer quelles stratégies sont utilisées par les femelles mouflon d'Amérique pour faire de la croissance de rattrapage pour ensuite en évaluer les déterminants ainsi que les conséquences sur la performance reproductive et la

longévité. Pour ce faire, j'ai utilisé les données de masse en fonction de l'âge des mouflons de l'étude de Ram Mountain, Alberta. Ma recherche comprend quatre objectifs principaux:

- Décrire et quantifier les patrons de croissance interannuels chez les femelles mouflon d'Amérique en utilisant des courbes de croissance.
- Identifier les stratégies de croissance empruntées par les brebis et quantifier la croissance de rattrapage qui en résulte.
- Évaluer quels facteurs parmi la masse à 1 an, la densité de population et l'âge de primiparité déterminent les stratégies de croissance des brebis.
- Évaluer les conséquences des différentes stratégies de croissance impliquées dans la croissance de rattrapage sur la reproduction et la longévité des brebis.

Ma recherche est une des premières à décrire les stratégies de croissance d'un grand mammifère et à déterminer si différentes stratégies de croissance peuvent exister en milieu naturel. En faisant une distinction entre les différentes stratégies de croissance elle offre une meilleure compréhension des compromis qui sont impliqués dans le rattrapage et ses conséquences à long terme sur l'aptitude des individus. Elle permet ainsi de déterminer si certaines connaissances acquises sur les stratégies de croissance lors d'études expérimentales s'appliquent à des systèmes naturels.

## CHAPITRE 1

### THE BEST OF A BAD START? CATCH-UP GROWTH AND ITS LIFE HISTORY CONSEQUENCES FOR BIGHORN EWES

#### Introduction de l'article

L'article « The best of a bad start? Catch-up growth and its life history consequences for bighorn ewes » traite d'un sujet fort peu étudié jusqu'à présent, soit les stratégies de croissance de grands mammifères sauvages. La plupart des travaux sur les stratégies de croissance furent effectués dans des conditions contrôlées en laboratoire sur d'autres taxons. Cet article discute donc des stratégies de croissance chez les femelles mouflons d'Amérique de Ram Mountain, une population marquée et suivie depuis 1971. On y détermine premièrement quelles stratégies de croissance sont employées par les femelles pour effectuer de la croissance de rattrapage pour ensuite évaluer les déterminants de ces stratégies ainsi que leurs conséquences sur l'histoire de vie des brebis.

Les travaux présentés dans cet article offrent une nouvelle perspective pour la recherche sur les stratégies de croissance. Non seulement traitent-ils d'une espèce qui évolue en milieu naturel, mais ils font également une distinction entre les différentes stratégies de croissance qui peuvent contribuer à la croissance de rattrapage afin d'en prédire les coûts. Cette approche n'a jamais été utilisée précédemment au meilleur de mes connaissances et permet d'emprunter une optique de compromis entre traits d'histoire de vie pour comprendre les conséquences de la croissance de rattrapage.

J'ai contribué à l'étude à long terme de Ram Mountain en participant à la collecte de données sur le terrain lors des étés de 2010 et 2011. J'ai conçu et optimisé la méthode de modélisation de la croissance des mouflons avec l'équation de Lopez. J'ai utilisé la base de données à long terme de l'étude pour modéliser la croissance des brebis rencontrant mes critères de sélection à l'aide de cette méthode. J'ai ensuite élaboré des modèles permettant de tester mes hypothèses au sujet des stratégies de croissance empruntées par les brebis, leurs déterminants au niveau individuel et environnemental ainsi que leurs conséquences sur l'histoire de vie des brebis. J'ai ensuite rédigé l'article qui est fondé sur les résultats de ces analyses.

Marco Festa-Bianchet et Fanie Pelletier ont dirigé mon projet de recherche et révisé plusieurs versions de ce manuscrit. Ils ont contribué à son amélioration grâce à leurs conseils et commentaires. Ils sont également impliqués dans la direction et le financement de l'étude de Ram Mountain depuis plusieurs années. Alexandre Martin a contribué à la conception du projet et a aidé à établir la méthodologie utilisée pour la modélisation des courbes de croissance. Il a également révisé ce manuscrit.

L'article qui suit a été soumis à la revue *The American Naturalist* le 30 novembre 2012.

## **The best of a bad start? Catch-up growth and its life history consequences for bighorn ewes**

Dominique Marcil Ferland<sup>1</sup>, Marco Festa-Bianchet<sup>1</sup>, Alexandre M. Martin<sup>1,2</sup>, Fanie Pelletier<sup>1,2</sup>

### **Authors Affiliations**

<sup>1</sup> Département de biologie et Centre d'Études Nordiques, Université de Sherbrooke, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, QC, Canada, J1K 2R1. (Dominique.Marcil.Ferland@USherbrooke.ca, m.festa@usherbrooke.ca, alexandre.m.martin@usherbrooke.ca)

<sup>2</sup> Chaire de recherche du Canada en démographie évolutive et conservation, Université de Sherbrooke, 2500 boulevard de l'Université, Sherbrooke, QC, Canada, J1K 2R1. (Fanie.Pelletier@usherbrooke.ca)

*Keywords:* bighorn sheep, compensatory growth, growth tactics, life-history traits, reproductive success.

## **Abstract**

Given the fluctuations of natural environments, it can be important for animals to be able to cope with periods of poor growth. Studies of wild animals report that some individuals experiencing poor growth early in life can make up all or part of their size deficit over time. It remains unclear, however, which growth tactic (compensatory or growth prolongation) lead to such catch-up and, consequently, what life-history tradeoffs are involved. We used repeated mass measurements (mean of 11.6/animal) spanning the lifetime of 104 bighorn sheep ewes (*Ovis canadensis*) to quantify their growth tactics and identify the determinants and life-history costs of these tactics. Growth prolongation, rather than compensatory growth, led to a partial catch-up of an initial growth deficit. Ewes that had been light at one year of age prolonged their growth regardless of population density or age of primiparity. Growth prolongation did not affect fecundity or longevity, but ewes with prolonged growth delayed primiparity and weaned a smaller proportion of their lambs. Ewes that experienced poor early growth prolonged growth at the expense of lamb survival. By comparing events occurring at different life-history stages, we quantified a fitness trade-off between growth and reproduction that would be overlooked if only the adult phenotype was considered.

## Introduction

Adaptations to cope with periods of growth restriction are important in fluctuating environments, because in many species adult body size is a strong determinant of fitness (Choudhury *et al.*, 1996; Clutton-Brock, 1988; Ellers *et al.*, 1998; Gaillard *et al.*, 2000b; Peters, 1983; Walsh *et al.*, 2006). Low resource availability during early development may limit growth (Blanckenhorn, 1999; Hewison *et al.*, 2002; Konarzewski *et al.*, 1996). Strategies to counter an initial growth deficit have been documented in most vertebrate taxa (Hector & Nakagawa, 2012; Wilson & Osbourn, 1960). Empirical studies suggest that wild animals can at times recover either partially or completely from early growth reductions (Bize *et al.*, 2006; Bjorndal *et al.*, 2003; Green & Rothstein, 1991; Martin & Festa-Bianchet, 2012). Growth strategies in response to poor initial growth, however, may lower resource allocation to other life history traits and may entail fitness costs (Mangel & Munch, 2005; Stearns, 1992).

In the literature, the terms “compensatory growth”, “catch-up growth” and “recovery growth” are used somewhat interchangeably to designate a period of growth that reduces a size deficit accrued during an earlier growth restriction (Hector & Nakagawa, 2012; Jobling, 2010). Jobling (2010) pointed out that size recovery can occur via different strategies (figure 1). Growth strategies are distinct patterns of changes in growth rate relative to other individuals of the same age. Clear distinction between the aforementioned terms is required to identify different growth strategies. Jobling (2010) defined catch-up growth as any instance when the growth trajectories of animals with different growth histories converge. After a period of growth restriction, individuals will be smaller than those that grew under better conditions, but may later catch-up all or part of this size difference. The term “catch-up growth” does not specify the tactic used to reduce an initial size difference. Compensatory growth occurs when, following a period of growth restriction, animals grow more rapidly than size-matched conspecifics that did not encounter growth restrictions. This definition takes into consideration the implication of size on absolute growth rate: larger animals can achieve a given absolute growth rate through lower relative growth rates than smaller ones, attaining the same mass gain with lower metabolic cost or growth effort. If compensatory growth results in

catch-up, it is referred to as recovery growth. Compensatory growth, however, is not necessary to achieve catch-up (Jobling, 2010; Metcalfe & Monaghan, 2001). Growth of many animals decreases or stops at sexual maturity (Bize *et al.*, 2006; Charnov, 2008; Nussey *et al.*, 2011) and catch-up could simply involve a tactic of “growth prolongation” after others cease growing. Compensatory growth and growth prolongation are not exclusive. Here, we use the terminology proposed by Jobling (2010) and the term “growth prolongation” to refer to different growth strategies.

Different growth tactics may lead to different costs. Compensatory growth involves abnormally high growth rates, which can require more time spent feeding and increased exposure to predators (Gotthard, 2000). Many costs of compensatory growth, however, occur at the cellular level and manifest themselves later in life (Metcalfe & Monaghan, 2001). Chief among these is oxidative stress (Alonso-Alvarez *et al.*, 2007; Jennings *et al.*, 1999; Mangel & Munch, 2005; von Zglinicki, 2002), which accelerates senescence and decreases longevity (Beckman & Ames, 1998; Hulbert *et al.*, 2007; Metcalfe & Monaghan, 2001). Oxidative stress is modulated by the production of reactive oxygen species (ROS) and the efficacy of antioxidant defences and oxidative damage repair mechanisms (Beckman & Ames, 1998; Monaghan *et al.*, 2008). ROS are produced during aerobic metabolism in mitochondria and can cause cumulative damage to lipids, nucleic acids and proteins (Beckman & Ames, 1998). Compensatory growth requires an increase in metabolic rate (Stoks *et al.*, 2006) which should increase ROS production (Beckman & Ames, 1998; Monaghan *et al.*, 2009; Nussey *et al.*, 2009). A greater allocation of resources to growth could decrease ROS defence and repair mechanisms, increasing susceptibility to oxidative damage (Alonso-Alvarez *et al.*, 2007). Compensatory growth is thus linked to decreased longevity (Dmitriew & Rowe, 2007; Jennings *et al.*, 1999). Growth prolongation requires higher growth rate than that of conspecifics of similar age that have stopped or reduced growth, and may involve costs similar to those of compensatory growth. Compensatory growth, however, usually occurs before sexual maturation (Gotthard, 2000; Jennings *et al.*, 1999; Sorci *et al.*, 1996) while growth prolongation often delays maturation (Alonso-Alvarez *et al.*, 2006; Green & Rothstein, 1991), with two important implications. First, growth prolongation may occur at the expense of



reproduction. Second, oxidative stress from prolongation could be offset by avoiding the metabolic costs of reproduction (Beckman & Ames, 1998). Therefore, the principal cost of growth prolongation should be lower lifetime fecundity because of delayed primiparity.

Adult mass is an important determinant of fitness in large mammals because it influences reproduction (Clutton-Brock, 1988; Hewison & Gaillard, 2001) and longevity (Bérubé *et al.*, 1999; Gaillard *et al.*, 2000b). Adult mass, however, can be compromised by restrictions on growth during early development (Festa-Bianchet *et al.*, 2000; Pettoirelli *et al.*, 2002), from environmental (Couturier *et al.*, 2009; Festa-Bianchet *et al.*, 2000) or maternal effects (Landete-Castillejos *et al.*, 2009). Although several studies reported catch-up growth in wild large mammals (Green & Rothstein, 1991; Martin & Festa-Bianchet, 2012; Rughetti & Festa-Bianchet, 2010), we know little about the underlying strategies and possible costs of catch-up growth. An assessment of growth costs requires a comparison of individual growth patterns with lifetime reproduction and longevity. No study of wild mammals has documented the growth, survival and reproduction of enough animals over their lifetime to undertake such analyses. Here, we analyze 37 years of data on individual mass changes, reproductive success and longevity of female bighorn sheep (*Ovis canadensis*) to determine which growth strategies contribute to catch-up growth, what variables determine growth strategies and what are the costs of different growth strategies for iteroparous and long-lived mammals facing a variable environment.

Bighorn sheep gain mass until 5-8 years old, but yearly net mass gains decrease at each age past 2 years old (Nussey *et al.*, 2011). Mass gain occurs principally during summer and is followed by mass loss in winter (Festa-Bianchet *et al.*, 1996; Pelletier *et al.*, 2007). Senescence-associated mass loss begins at about 11 years of age (Bérubé *et al.*, 1999). High population density decreases lamb mass gain because ewes reduce maternal care when resources are scarce (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010), leading to a negative correlation between density and yearling mass (Leblanc *et al.*, 2001). Maternal effects are also important: maternal mass is weakly but positively correlated to lamb mass (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010) and lambs of

primiparous or old females are lighter (Martin & Festa-Bianchet, 2010). Bighorn ewes are considered capital breeders (Stearns, 1992). Their mass has a positive effect on reproductive success (Gaillard *et al.*, 2000b) and is related to several determinants of reproductive success such as age of primiparity (Jorgenson *et al.*, 1993; Martin & Festa-Bianchet, 2012), reduced reproductive costs (Festa-Bianchet *et al.* 1998) and earlier parturition date (Feder *et al.*, 2008). Mass also has a positive effect on longevity (Bérubé *et al.*, 1999; Gaillard *et al.*, 2000b). Given the importance of adult mass for fitness-related traits, a catch-up growth tactic should be expected following poor early development. Indeed, catch-up growth is observed in bighorn sheep (Martin & Festa-Bianchet, 2012). Given that light yearling ewes that delay their reproduction reach similar adult mass as heavy yearlings that enjoy earlier primiparity (Martin & Festa-Bianchet, 2012), we predicted that ewes should demonstrate growth prolongation rather than compensatory growth. For the same reasons, we expected that growth prolongation should be linked to a delay in primiparity and be prevalent at high density, when lamb growth is restricted so that ewes are smaller as yearlings (Leblanc *et al.*, 2001). If catch-up resulted from growth prolongation but not compensatory growth, it should reduce reproductive success but should not affect survival.

## **Methods**

### *Study Area and Population*

Ram Mountain (52° N, 115° W; elevation 1,082–2,173 m) in western Alberta, Canada, is separated from the main Rocky Mountain range by about 30 km of boreal forest. Bighorn sheep habitat on Ram Mountain consists of about 38 km<sup>2</sup> of alpine tundra and subalpine forest. Since 1971, repeated surveys and captures of bighorn sheep are carried out from late May to late September or early October. Data used for this paper were collected from 1974 to 2011.

Sheep are caught in a corral trap baited with salt. At their first capture, usually as lambs, they are assigned an identity number and marked with ear tags for future identification. Since 1974, more than 95% of animals in the population have been marked (Jorgenson *et al.*, 1993).

Most adult females are caught 2 to 5 times per season. At each capture, the mass of ewes in kilograms (kg) is recorded and their udder is checked for lactation. Ewes with colostrum are considered pregnant. Most are later seen with a lamb or show an obvious loss of mass at a subsequent capture. Lamb-ewe associations are determined through observations of suckling. Since 1988, maternal links have been confirmed by microsatellites analyses (Poissant *et al.*, 2008). More details of our capture and marking protocol are provided in Festa-Bianchet *et al.* (1996).

As in previous studies, we measured population density as the number of adult ewes in June (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Leblanc *et al.*, 2001). We used the number of adult ewes in the year of birth as an index of density during early development. The age of primiparity is the age of first parturition, six months after first conception. Each year, females with milk or colostrum at first capture were considered to have produced a lamb. Lambs were considered weaned if they survived to September 15<sup>th</sup>. We calculated and defined components of reproductive success as follows:

- Lifetime fecundity: the number of lambs produced by a ewe over her lifetime
- Weaning success: the proportion of lambs born to a ewe that were weaned
- Lifetime reproductive success: the total number of lambs weaned during a ewe's lifetime

Ewe longevity was the age at which a ewe was last observed. Re-sighting rate for ewes is over 99% (Jorgenson *et al.*, 1997) and ewes that disappear can be considered dead.

#### *Within-season mass adjustment*

The complete data set included 7129 mass measurements of 515 females from 1974 to 2011, aged from a few days to 19 years. Mass measurements of pregnant females (usually obtained in late May or early June) were excluded. Ewe mass fluctuates seasonally by as much as 30% (Festa-Bianchet *et al.*, 1996; Pelletier *et al.*, 2007), increasing during late spring and summer then decreasing in winter. Consequently, almost all sheep are lighter at their first capture one

year than at their last capture the previous year. Thus, to model individual interannual growth, we controlled for seasonal variation for all age classes except lambs. We adjusted mass of sheep aged one year and older to September 15<sup>th</sup>, the approximate peak summer mass of adult ewes (Festa-Bianchet *et al.*, 1996; Pelletier *et al.*, 2007).

*Lambs:* We used unadjusted mass measurements of lambs to model growth. Lamb mass increases over the summer (Festa-Bianchet *et al.*, 1996). The next mass included in growth models was on September 15<sup>th</sup> as a yearling. There was never a mass loss between these two data points.

*Yearlings:* Following Festa-Bianchet *et al.* (1996), we used individual linear regression of mass on date to adjust mass to September 15<sup>th</sup>. We used yearling mass adjusted to September 15<sup>th</sup> as an indicator of early growth. Yearling mass is the last pre-reproductive estimated mass for ewes that reproduced at age 2.

*Adults:* For sheep 2 years and older, we adjusted mass as described by Martin and Pelletier (2011). We used linear mixed models (LMM) with restricted maximum likelihood (REML) with mass as a function of the square root of capture date, taking May 25<sup>th</sup> as day 1. We included sheep identity and the interaction between identity and date of capture as random effects. We fitted a separate model for each year to estimate initial mass (intercept) and growth rate (slope) for each individual, then adjusted individual mass to September 15<sup>th</sup>, using the “lmer” function of the “lme4” library in R (R Development Core Team, 2010). We defined adult mass as mass adjusted to September 15<sup>th</sup> at age 7 (Festa-Bianchet *et al.*, 1996).

### *Growth curve modelling*

We modelled interannual growth of individual sheep using the Lopez equation (Lopez *et al.*, 2000), a generalized Michaelis-Menten equation (Michaelis & Menten, 1913) in which  $W$  is mass at age  $t$ ,  $W_0$  and  $W_f$  are the values of  $W$  at initial and infinite-time, and  $K$  and  $c$  are constants:

$$W = \frac{W_0 K^c + W_f t^c}{K^c + t^c}$$

The Lopez equation adequately describes mass gain patterns of ungulates (Lopez *et al.*, 2000), including bighorn sheep ewes. We chose it over other standard growth functions such as Weibull, Gompertz or Richards because it is capable of describing sigmoid and diminishing returns growth and has more biologically interpretable parameters:  $W_0$  (mass at time 0),  $W_f$  (asymptotic mass) and  $K$  (time when half of  $W_f$  is reached). Its flexibility permits a better adjustment to individual growth patterns, which may exhibit either diminishing returns or weakly sigmoid behavior.

Because senescence-associated mass loss begins at 11 years of age (Bérubé *et al.*, 1999) and the Lopez equation cannot account for mass loss, we restricted modelling of mass to ages 0 through 10. A minimum of five data points are necessary to estimate the 4 parameter Lopez function. To estimate reliable values of initial mass ( $W_0$ ) and infinite-time mass ( $W_f$ ) we required at least one mass measurement as a lamb and one between the ages of 7 and 10. We expected that most variation in growth strategies would occur in association with the timing of first reproduction. More than 95% of ewes that reproduced were primiparous between the ages of 2 and 5. Hence, we limited analyses to females with at least 4 data points between ages 0-5. These criteria further restricted our sample to 112 ewes; with an average of  $11.6 \pm 0.28$  (SE) mass measurements each (range 6-20).

We performed non-linear regressions using least-square estimates to fit individual growth curves of sheep mass in kilograms as a function of age in days, with day 0 being May 24<sup>th</sup> of the birth year (Feder *et al.*, 2008). We used the “nls” package of the “nlme” library in R (R Development Core Team, 2010) which returned estimates for each of the four parameters of the Lopez equation. To avoid unrealistic estimates of initial mass and asymptotic mass, we constrained the model to estimate  $W_0$  values of 5kg or less and  $W_f$  values of 90 kg or less. These constraints are conservative since bighorn lambs are rarely heavier than 5 kg at birth (Geist, 1971; Hass, 1995) and the heaviest mass estimate for a ewe on September 15 was 89

kg. The curve fitting procedure did not converge for 7 ewes which were excluded from analyses. We also excluded one ewe whose estimates provided a poor fit with an inexplicably sigmoid curve, reducing the sample to 104. The Lopez equation provided a good fit for 93% of females.

We needed individual estimates of growth duration to determine if growth prolongation occurred in our sample. The growth rate ( $dW/dt$ ) of the Lopez equation never decreases to zero, therefore we needed to select a threshold to identify the end of growth. We defined growth duration as the time when individual growth rate reaches 2.5% of current body mass per year, based on year-to-year changes in mass of ewes that appeared to have completed their growth according to the analysis by Nussey *et al.* (2011). This relative measure accounts for differences in adult mass by considering relative growth rate. We solved the derived Lopez equation (Lopez *et al.*, 2000):

$$\frac{dW}{dt} = \frac{ct^{c-1}(W_f - W)}{K^c + t^c}$$

numerically for  $dW/dt = 0.025/365 W$  to obtain growth duration for each ewe in our sample.

### *Statistical Analyses*

We first determined whether compensatory growth or growth prolongation were consistent with the growth patterns of ewes. To assess if growth prolongation occurred, we fitted a linear model of growth duration with yearling mass as fixed effects. To estimate the effect of growth prolongation on catch-up growth, we fitted a linear model of the difference between mass at age 4 and mass as a yearling with growth duration and growth duration squared as fixed effects. To test for compensatory growth, we examined the relationship between the age at which a certain mass was reached and the growth rate at that mass. We reasoned that ewes encountering growth restrictions will reach a given mass at a later age. If they experienced compensatory growth they would then show higher growth rates at a given mass later in life,

leading to a positive relationship between the age when a given mass is reached and growth rate at that mass. We solved the Lopez equation for age (t):

$$t = \left[ \frac{W_0 K^c - W K^c}{W - W_f} \right]^{1/c} .$$

We calculated t for mass (W) values of 40, 50, 60 kg for all ewes using their individual growth curve parameters. These masses are typical for ewes aged 2-7 years (figure 5A), when compensatory growth might occur. We then used the derived Lopez equation to calculate individual growth rates (dW/dt) for each W according to the age (t) when it was reached (figure 5B). For each mass, we fitted a linear model of growth rate as a function of age when the mass was attained. Age at mass and growth rate data were log transformed to linearize the relationship.

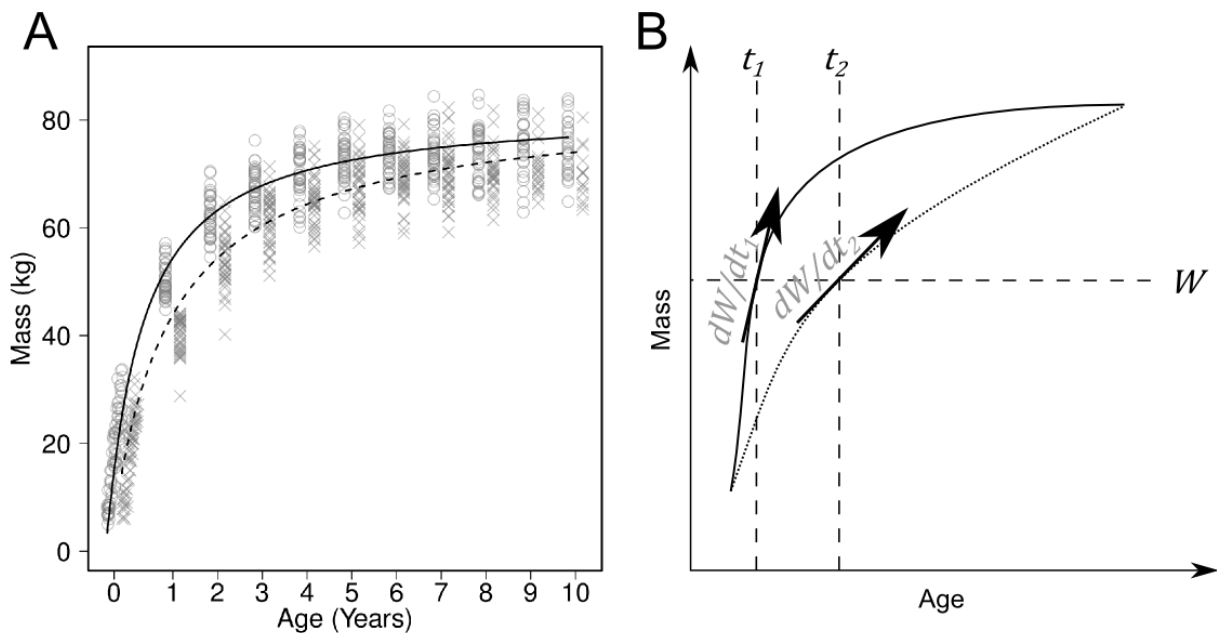


FIGURE 5: A) Age-specific masses and estimated average growth curves for bighorn sheep ewes that were heavy (circles, solid line) and light (x-shapes, dashed line) as yearlings on Ram Mountain, Alberta. Ewes that as yearlings weighed more than the median mass (44.1 kg) were considered heavy ( $n = 40$ ). Ewes that weighed as much or less than the median mass were considered light ( $n = 42$ ). Lamb masses are those measured at capture, all other masses are adjusted to September 15 at each age. Only ewes whose growth was modelled are included. The average difference between the two groups decreased from 9.7 kg (19.4%) as yearlings to 3.2 kg (4.3%) at age 7. B) Hypothetical growth curves of animals 1 (solid line) and 2 (pointed line) that reach mass  $W$  at ages  $t_1$  and  $t_2$ , respectively. Their growth rates at this mass are  $dW/dt_1$  and  $dW/dt_2$ . Animal 2 reaches  $W$  at a later age ( $t_2 > t_1$ ) and has a lower growth rate at this mass ( $dW/dt_2 < dW/dt_1$ ). Therefore animal 2 does not show compensatory growth at mass  $W$ .

Because we found no evidence of compensatory growth, we focused subsequent analyses on growth prolongation (see results). For each model, we calculated variance inflation factors (VIF) of variables, which measures multicollinearity of covariates in a model (Zuur *et al.*, 2010). We used a VIF threshold of 3 (Zuur *et al.*, 2010), above which multicollinearity was considered problematic. Two-way interactions caused multicollinearity and were not significant (all  $p > 0.05$ ), so we omitted them from our analyses. We fitted a linear mixed model of growth duration with yearling mass, population density and age of primiparity as



fixed effects. To assess if growth duration affected longevity, we fitted a linear mixed model (LMM) of longevity and growth duration, yearling mass, adult mass and population density as fixed effects. Finally, to determine which aspect of reproduction was affected by growth duration, we fitted generalized linear mixed models (GLMM) of lifetime weaning rate with a binomial distribution and of lifetime fecundity with a Poisson distribution. To evaluate the effect of growth duration on lifetime reproductive success, we fitted a GLMM of reproductive success with a Poisson distribution and growth duration, age of primiparity and adult mass as fixed effects. In both models, fixed effects were growth duration, age of primiparity, population density, yearling mass, longevity and adult mass.

We fitted mixed effects models with restricted maximum likelihood, beginning with maximal models that included all fixed variables described above and maternal identity and year of birth as random variables. We compared each mixed model to an equivalent model with constant random effect with likelihood ratio tests to assess the significance of the random variables (Zuur *et al.*, 2009). Significant random variables were kept in subsequent models; otherwise analyses proceeded without random effects. We then used backward selection for models estimated with maximum likelihood (Zuur *et al.*, 2009), successively deleting the least significant variable until all remaining variables were significant ( $\alpha = 0.05$ ). To ensure that the removal of variables did not significantly reduce model fit, we performed likelihood ratio tests or ANOVAs of model residual deviance at each step of model selection.

All modelling was done in R (R Development Core Team, 2010). Linear models and linear mixed models were fitted using the `glm` and `lme` function of the `nlme` library (Pinheiro *et al.*, 2012). Generalized linear and mixed models were fitted using the `glm` and `glmer` function of the `lme4` library (Bates & Maechler, 2010), respectively.

## Results

Growth duration averaged  $5.70 \pm 0.18$  (SE) years, ranged from 3.55 to 8.50 years and decreased linearly with yearling mass ( $\beta = -0.107 \pm 0.027$ ,  $p < 0.001$ ) (figure 6A). Growth

duration was associated ( $\beta = 1.75 \pm 1.12$ ,  $p = 0.003$ ) with increased mass gain between ages 1 and 4 (figures 5A and 6B). Ewes that had poor growth early in life maintained lower mass-specific growth rates, as the age at which ewes attained a certain mass reduced their growth rate at that mass (table 1).

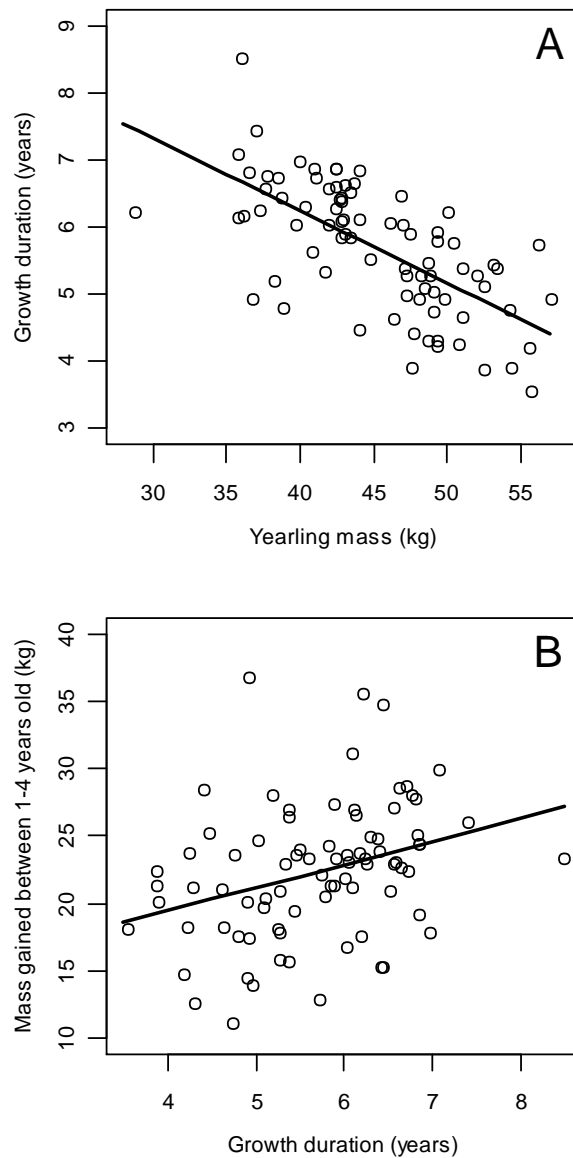


FIGURE 6: Effects of (A) yearling mass on growth duration and (B) growth duration on mass gain between 1 and 4 years of age for bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta. Lines depict models' predicted values.

TABLE 1: Effects of the age at which bighorn ewes reach masses of 40, 50 and 60 kg on their growth rate (kg/day) at these masses at Ram Mountain, Alberta, Canada.

	Estimates	95% CI	p-value
Growth rate at 40 kg			
Intercept	1.24	0.403 to 2.08	0.004
Age at 40 kg	-0.703	-0.849 to -0.558	< 0.001
Growth rate at 50 kg			
Intercept	2.80	1.80 to 3.80	< 0.001
Age at 50 kg	-0.983	-1.14 to -0.82	< 0.001
Growth rate at 60 kg			
Intercept	5.00	4.00 to 5.99	< 0.001
Age at 60 kg	-1.33	-1.48 to -1.19	< 0.001

Note: All estimates are from linear models based on the growth curves of 104 ewes. Age at mass and growth rates were log transformed for all models.

In a model that considered yearling mass as well as environmental and reproductive parameters, yearling mass and its quadratic term were the only fixed effects that affected growth duration (table 2), explaining 35.9% of its variance. Ewes that were lighter as yearlings grew for longer than heavier ones (6A). Population density and age of primiparity had no significant effects on growth duration (table 2).

TABLE 2: Fixed effects affecting growth duration, longevity, lifetime reproductive success, weaning rate and lifetime fecundity of bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta

	Estimates	95% CI	p-value
A) Growth duration (n = 85)			
Full model: yearling mass + population density + age of primiparity			
Final model			
Intercept	10.536	9.290 to 11.782	<0.001
Yearling mass	-0.107	-0.135 to -0.0799	<0.001
B) Longevity (n = 84)			
Full model: yearling mass + adult mass + growth duration + population density			
Final model			
Intercept	3.117	-1.478 to 7.711	0.187
Yearling mass	0.163	0.062 to 0.264	0.002
C) Lifetime fecundity (n = 102)			
Full model: growth duration + age of primiparity + adult mass + population density + yearling mass + longevity			
Final model			
Intercept	1.421	0.947 to 1.894	< 0.001
Age of primiparity	-0.163	-0.247 to -0.081	< 0.001
Longevity	0.102	0.076 to 0.127	< 0.001
E) Lifetime fecundity (n = 102)			
D) Lifetime weaning rate (n = 102)			
Full model: growth duration + age of primiparity + adult mass + population density + yearling mass + longevity			
Final model			
Intercept	3.589	2.265 to 4.949	< 0.001
Growth duration	-0.251	-0.459 to -0.046	0.017
Population density	-0.013	-0.022 to -0.004	0.004
Longevity	-0.059	-0.115 to -0.003	0.040
E) Lifetime reproductive success (n=102)			
Full model: growth duration + age of primiparity + adult mass + population density + yearling mass + longevity			
Final model			
Intercept	2.157	1.397 to 2.916	< 0.001
Growth duration	-0.116	-0.219 to -0.013	0.027
Age of primiparity	-0.225	-0.338 to -0.114	<0.001
Longevity	0.0778	0.046 to 0.109	<0.001

Note: A) Estimates are from a linear mixed-model. Year of birth was kept (log-likelihood ratio = 15.207,  $p < 0.001$ ) and maternal identity was excluded (log-likelihood ratio = 0.611,  $p = 0.43$ ) as random effects. B, C, D & E) Estimates are from generalized linear models. Year of birth (log-likelihood ratio  $< 0.001$ ,  $p = 1$ ) and maternal identity (log-likelihood ratio  $< 0.001$ ,  $p = 1$ ) were excluded as random effects from all models.

Yearling mass was the only fixed effect that affected longevity, accounting for 11.4 % of its variance (table 2). Heavier yearlings had greater longevity, but after yearling mass was accounted for, adult mass and growth duration did not affect longevity (table 2).

Growth duration, longevity and population density had significant effects on weaning rate (table 2), explaining 20.0% of the variance. Ewes that were born at lower density and those with shorter growth durations (figure 7A) weaned a greater proportion of their lambs, while longevity had a negative association with weaning rate (table 2). Yearling mass, adult mass and age of primiparity did not affect weaning rate (table 2). Of lambs that did not survive to weaning, 66.7% died neonatally: their mother had milk in her udder but the lamb was never seen.

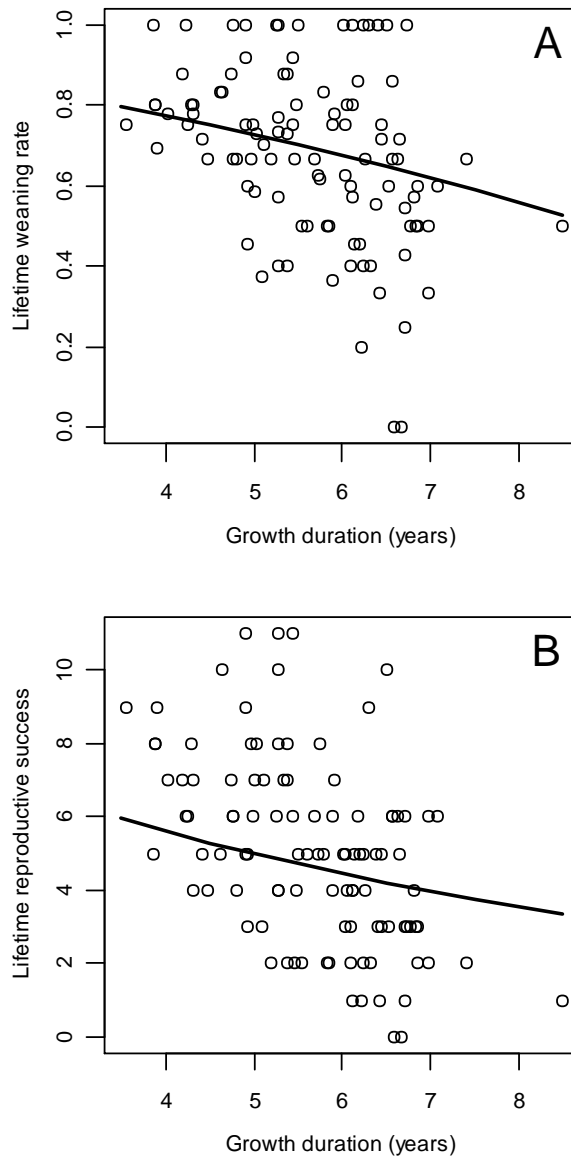


FIGURE 7: Variation in (A) weaning rate (proportion of lambs born that were weaned) and (B) lifetime reproductive success (total number of lambs weaned) of bighorn ewes at Ram Mountain, Alberta, Canada, according to their growth duration. Lines indicate models fitted to the data.

Age of primiparity and longevity affected lifetime fecundity (table 2), explaining 82.4% of its variance. Ewes that were primiparous at a younger age and that were long-lived gave birth to

more lambs over their lifetime. Yearling mass, adult mass, population density and growth duration did not affect fecundity (table 2). By age 4, 87% of ewes had reproduced.

Age of primiparity, longevity and growth duration explained 62.3% of the variance in reproductive success (table 2). Ewes that were primiparous at an earlier age and that lived longer had greater lifetime reproductive success. Ewes with shorter growth duration also had greater reproductive success (figure 7B). Adult mass and population density did not affect reproductive success (table 2).

## **Discussion**

Delayed fitness consequences of early growth restrictions have been reported in numerous taxa (Dmitriew & Rowe, 2011; Lindström, 1999). We showed that catch-up growth can conceal life history tradeoffs that cannot be quantified by simple analyses of adult body size measurements. By modelling growth as a continuous process, we quantified tradeoffs between growth duration and lamb survival in bighorn ewes. Yearling females in the ‘light’ and ‘heavy’ groups differed on average by over 19% of mass, but by age 7 they differed by only 4% and overlapped widely in mass (figure 5). Yet, we showed that growth prolongation reduced fitness, even after accounting for delayed reproduction. This result suggests that growth history has long-lasting consequences that cannot be detected if one only considers adult phenotype.

Ewes that were light as yearlings prolonged their growth compared to heavy yearlings and recovered some of their initial growth deficit. Therefore, growth prolongation resulted in catch-up growth. We found no evidence of compensatory growth since growth duration was always negatively correlated with mass-specific growth rate. To our knowledge, compensatory growth in mammals has been demonstrated in controlled experiments (Hector & Nakagawa, 2012), but not in natural systems. Evidence of compensatory growth for wild animals of any taxon is scarce (but see Johnsson and Bohlin (2006) for a partially controlled experiment on brown trout (*Salmo trutta*)). In experiments, growth is restricted by limiting

food intake (Niecieza & Metcalfe, 1997), then feeding animals *ad libitum*, an unlikely scenario in a natural setting. Long-lived animals that encounter poor growing conditions early in their development are likely to encounter similar conditions over several years. For bighorn sheep, population density in the year of birth was correlated to mean density at ages 1-7 ( $r = 0.66$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 102$ ). Correlations in environmental conditions across the lifetime should minimize opportunities for compensatory growth and favor growth prolongation. Catch-up growth extended beyond sexual maturation, suggesting that in addition to a delay in primiparity growth prolongation may involve persisting trade-offs with reproduction. Although catch-up growth was incomplete, the relative difference between light and heavy ewes narrowed with age. The two groups in 5B included the same animals for each analysis, with the exception of one animal that did not have an estimated mass at age 7. Therefore, catch-up did not result from selective disappearance of smaller individuals (Nussey *et al.* 2011).

Growth duration was mostly a function of yearling mass. The effects of population density and age of primiparity, while considerable, were only indirect: density likely affects growth duration through its negative effect on yearling mass, and small yearlings delayed primiparity. Yearling mass was density-independent at population sizes greater than 60 ewes, likely because of selective mortality of small lambs. When yearling mass was accounted for, however, density did not have any additional effects on growth duration. These results suggest that growth duration was mainly determined by a ewe's state relative to an optimal growth trajectory (Metcalf & Monaghan, 2003). Ewes below that optimum seemingly prolonged growth regardless of the cause of their growth setback or of their reproductive status. Primiparous ewes lost 3.2 kg more during winter and gained 1 kg less during summer than nulliparous ewes of the same age (Martin & Festa-Bianchet, 2012), suggesting that delaying primiparity contributes some of the catch-up growth we observed. There are likely two reasons why we found no effect of age of primiparity on growth duration. First, yearling mass and age of primiparity were correlated ( $r = -0.47$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 83$ ): much of the variance in growth duration explained by yearling mass was the same as that explained by age of primiparity. Second, 87% of ewes were primiparous by age 4 while growth duration extended beyond 5 years for 74% of ewes, suggesting that primiparity was not delayed



sufficiently to complete catch-up growth. Thus, late primiparity is one of several trade-offs involved in growth prolongation that are ultimately linked to low yearling mass.

We found no evidence of a longevity cost of growth prolongation, likely because rather than high growth rates at any given mass, prolongation involves slow growth over a longer time. Thus, individuals that prolong growth should avoid the higher metabolic demands of high relative growth rates involved in compensatory growth. Growth prolongation involves moderate growth rates, which is likely too low to cause significant oxidative cellular damage. Longer-growing animals also delay reproduction, likely offsetting the additional metabolic requirement of a higher growth rates (Hoppeler & Weibel, 2005).

Ewes that prolonged their growth weaned fewer lambs during their lifetimes, because of delayed primiparity and lower weaning rate. Bighorn ewes reproduce nearly every year between primiparity and death (Bérubé *et al.*, 1999; Festa-Bianchet & King, 2007; Martin & Festa-Bianchet, 2011) and variability in annual reproductive success is mostly due to differences in lamb survival. Growth duration did not affect fecundity after primiparity, but ewes with longer growth durations had lower weaning rate. In this population, 92% of ewes aged 5-12 years produce a lamb each year. It is therefore unsurprising that catch-up growth did not affect fecundity. The negative effect of growth duration on weaning rate suggests a long-term trade-off between growth and reproduction. To prolong growth, ewes may restrain maternal care, reducing lamb mass gain (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010) and decreasing lamb survival (Gallant *et al.*, 2001). Since much of the decrease in lamb survival was due to neonatal mortality, the effects of lower maternal allocation by ewes that prolonged growth may be prenatal, lowering birth weight and neonatal survival (Barnowe-Meyer *et al.*, 2011; Blaxter & Hamilton, 1980; Landete-Castillejos *et al.*, 2009). Thus, growth duration appears to decrease weaning rate by decreasing maternal expenditure. We could only assess growth prolongation in long-lived individuals and found that the lightest yearling ewes had the longest growth durations. Light ewes, however, experience high mortality (Festa-Bianchet *et al.*, 1997), suggesting that our estimates of the effects of prolonging growth on reproduction are conservative.

Our results support the contention that ewes have a conservative reproductive strategy and favor their own body condition and survival over that of their lambs (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010). To prolong growth, lighter ewes appear to divert resources from reproduction. The fitness benefits of catch-up growth beyond its effect on mass remain unclear. By increasing adult mass, growth prolongation can have a positive effect on survival (Festa-Bianchet *et al.*, 1997) and longevity (Bérubé *et al.*, 1999; Nussey *et al.*, 2011). Although our analyses revealed no positive effect of growth duration on longevity, we could only model growth of individuals that survived to age 7. Therefore, we could only compare relatively long-lived and reproductively successful animals that likely had growth durations near the optimum for their developmental history.

Our analyses revealed long-lasting consequences of poor initial growth, despite partial catch-up through growth prolongation. Similar tradeoffs should be prevalent in species where catch-up growth occurs and would be indicated by a positive effect of juvenile size on fitness independent of adult mass. Such tradeoffs offer an explanation for the reduced fitness of animals that encounter environmental constraints on growth as juveniles and can translate into cohort effects when growth conditions are shared by entire cohorts (Albon *et al.*, 1987; Hamel *et al.*, 2009). The effect of growth strategies on other life history traits, however, are only revealed when considering complete growth patterns rather than just age-specific mass gains. Analyses of growth patterns can explore links between events occurring at different life history stages, revealing tradeoffs that cannot be quantified when analyses are limited to juvenile or adult mass. The adult phenotype, in particular, is a poor indicator of such tradeoffs because catch-up growth, in addition to differential survival (Nussey *et al.* 2011), weakens its correlation to the early growth environment. In our sample, for example, adult mass would not have allowed us to distinguish ewes that were light or heavy as yearlings (figure 5A).

Our study supports the contention that catch-up growth can occur in wild populations. Bighorn ewes adopt a tactic of growth prolongation rather than compensatory growth, decreasing their reproductive success rather than their longevity. These findings underline the importance of early development on the life histories and population dynamics of large

mammals: Adult female of similar size had a reduced reproductive performance if they had experienced catch up growth. Information on growth strategies in other wild populations and more detailed analyses of the implications of catch-up growth on reproductive performance and population growth are needed to better understand how individual differences in early growth may affect population dynamics.

## **Acknowledgements**

We thank all those that participated to the Ram Mountain study over the years, particularly Jon Jorgenson for more than 30 years of involvement with the project. We thank Jean-Michel Gaillard for insightful comments on an earlier draft. We are also very grateful to Alberta Fish & Wildlife for logistic support of this program. Financial support was provided by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, the Alberta Conservation Association, the Ministère de l'éducation, du loisir et du sport (Québec) and the Université de Sherbrooke.

## CONCLUSION

Cette étude est la première à quantifier les stratégies de croissance de grands mammifères sauvages et à en évaluer les conséquences. Elle souligne notamment l'importance de faire une distinction entre les stratégies de croissance pouvant permettre un rattrapage pour comprendre les compromis de traits d'histoires de vie impliqués et ultimement en prédire correctement les coûts. Elle contribue ainsi à une meilleure compréhension des compromis d'histoire de vie chez ces espèces.

Mes analyses montrent que les femelles mouflons de cette population utilisent une stratégie de prolongation de la croissance plutôt que d'effectuer de la croissance compensatoire pour réaliser de la croissance de rattrapage. Ce résultat contraste avec ceux de beaucoup d'études effectuées sur le sujet en laboratoire qui ont trouvé que des animaux connaissant une période de contrainte sur leur croissance peuvent ensuite effectuer de la croissance compensatoire (De Block & Stoks, 2008a; Dmitriew & Rowe, 2007; Hector & Nakagawa, 2012; Jobling, 2010). Ceci peut être expliqué par les différentes conditions de croissance connues par les animaux en milieu naturel fluctuant où l'accès à la nourriture est incertain par rapport au milieu expérimental contrôlé où les animaux ont accès à de la nourriture *ad libitum* lors du rattrapage (Dmitriew & Rowe, 2007; Nicieza & Metcalfe, 1997). Il existe également peu d'études de ce type sur les grands mammifères sauvages qui auraient des résultats plus directement comparables (Hector & Nakagawa, 2012). Mes résultats indiquent également que de la croissance de rattrapage se produit dans les populations sauvages de grands mammifères. Très peu d'études traitant de ce sujet ont montré de la croissance de rattrapage explicitement (Martin & Festa-Bianchet, 2012) puisque la majorité d'entre elles ne contrôlent pas pour la mortalité sélective d'individus plus petits (Dale *et al.*, 2008; Green & Rothstein, 1991; Nussey *et al.*, 2011; Solberg *et al.*, 2008), ce qui peut donner l'impression de rattrapage entre les classes d'âge.

La durée de croissance des brebis dans notre échantillon était modulée par leur masse à 1 an. Les brebis qui sont plus légères à cet âge ont une durée de croissance plus longue, indépendamment de la densité de population et de leur âge de primiparité. Ceci indique que, bien que les conditions environnementales aient un effet important sur la masse à 1 an des brebis, cette dernière détermine ultimement la stratégie de croissance.

Conformément à une stratégie de prolongation de la croissance plutôt que de croissance compensatoire, je n'ai pas détecté d'effet du prolongement de la croissance sur la longévité des brebis. Je n'ai donc pas établi de lien probable entre le prolongement de la croissance et une augmentation des dommages oxydatifs (Metcalf & Alonso-Alvarez, 2010). Par contre, j'ai trouvé un effet négatif du prolongement de la croissance sur le succès reproducteur à vie des brebis. Cet effet est expliqué par un délai de la primiparité chez les brebis ayant une plus longue durée de croissance mais également par leur plus faible succès de sevrage. Ces résultats suggèrent que ces brebis connaissent un compromis entre la croissance et la reproduction qui agit sur deux volets. Non seulement subissent-elles un nombre d'événements reproducteurs réduit à cause du délai de leur primiparité, elles ont aussi un plus faible succès lors de ceux-ci à cause de leur faible taux de sevrage. Ce constat supporte la notion que les brebis adoptent une stratégie reproductrice conservatrice (Festa-Bianchet & Jorgenson, 1998; Martin & Festa-Bianchet, 2010) puisqu'elles favorisent leur condition corporelle en prolongeant leur croissance aux dépens de la survie de leurs agneaux. Ceci réitère également l'influence du développement en bas âge sur l'histoire de vie des grands mammifères (Festa-Bianchet *et al.*, 2000; Lindström, 1999).

Cette étude offre des avenues pour de futures recherches puisqu'elle souligne plusieurs implications des stratégies de croissance qui restent toujours incomprises. La synchronie de l'augmentation soudaine de la durée de croissance des brebis avec le début du déclin abrupte de la population suggère que l'effet négatif de la durée de croissance sur le succès reproducteur de ces brebis pourrait avoir eu un effet sur la croissance de la population. En effet, le déclin de la population pourrait être le résultat de la culmination d'effets densité-dépendants et/ou des conditions environnementales. Les résultats de cette étude suggèrent que

la durée de croissance des brebis pourrait moduler l'action de ces agents sur la population. Ils indiquent que, si la croissance des brebis en début de vie est réduite, elles seront plus légères à 1 an et prolongeront leur croissance. Ceci devrait diminuer leur succès de sevrage et donc la survie des agneaux, ce qui réduirait la croissance de la population. La durée de croissance des brebis a augmenté soudainement en 1986, soit 6 ans avant le début du déclin de la population en 1992. À ce moment, l'effectif des brebis était donc largement composé d'animaux nés depuis 1986 qui avaient un faible taux de sevrage. Par contre, il est aussi possible que la durée de croissance des brebis, leur succès de sevrage et le taux de croissance de la population partagent une cause commune qui explique leur corrélation. Des études futures pourraient se pencher sur cette question en prenant compte de variables environnementales, mais aussi en examinant le succès reproducteur des individus à l'échelle annuelle en fonction de leurs stratégies de croissance. On déterminerait ainsi si la corrélation observée entre la durée de croissance des brebis et le taux de croissance de la population s'explique uniquement par une corrélation au niveau temporel ou s'il existe en fait un effet de la durée de croissance sur le succès reproducteur des brebis qui module le taux de croissance de la population. Ceci pourrait permettre d'établir de nouveaux liens entre des compromis de trait d'histoire de vie au niveau individuel et la fluctuation des populations.

Enfin, les analyses et résultats ci-présents réaffirment l'importance des suivis à long terme des populations au niveau individuel. L'étude de Ram Mountain est une des rares qui comprend des mesures de taille répétées chaque année de la vie des individus en concert avec des données précises sur leur succès reproducteur et leur longévité. La base de données provenant de l'étude m'a donc offert une opportunité unique d'étudier les stratégies de croissances de grands mammifères sauvages ainsi que leurs ramifications sur l'histoire de vie de ces animaux. J'ai ainsi obtenu des données suffisantes pour modéliser la courbe de croissance de 104 brebis. Cette recherche n'aurait pas été possible sans cette richesse de données. Bien qu'il soit difficile d'obtenir des données aussi détaillées sur d'autres systèmes d'étude, les études de suivi à long terme permettent d'effectuer des analyses innovantes pour acquérir une meilleure compréhension de l'écologie des espèces.

## BIBLIOGRAPHIE

- Albon, S. D., T. H. Clutton-Brock et F. E. Guinness. (1987). Early development and population dynamics in red deer. II. Density-independent effects of cohort variation. *J. Anim. Ecol.* *56*, 69-81.
- Alonso-Alvarez, C., S. Bertrand, G. Devevey, J. Prost, B. Faivre, O. Chastel et G. Sorci. (2006). An experimental manipulation of life-history trajectories and resistance to oxidative stress. *Evolution* *60*, 1913-1924.
- Alonso-Alvarez, C., S. Bertrand, B. Faivre et G. Sorci. (2007). Increased susceptibility to oxidative damage as a cost of accelerated somatic growth in zebra finches. *Functional Ecology* *21*, 873-879.
- Altmann, J. et S. C. Alberts. (2005). Growth rates in a wild primate population: ecological influences and maternal effects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* *57*, 490-501.
- Altwegg, R., M. Schaub et A. Roulin. (2007). Age-specific fitness components and their temporal variation in the Barn Owl. *American Naturalist* *169*, 47-61.
- Alvarez, D. et N. B. Metcalfe. (2007). The tradeoff between catch-up growth and escape speed: variation between habitats in the cost of compensation. *Oikos* *116*, 1144-1151.
- Ameneshewa, B. et M. W. Service. (1996). The relationship between female body size and survival rate of the malaria vector *Anopheles arabiensis* in Ethiopia. *Medical and Veterinary Entomology* *10*, 170-172.
- Arendt, J. D. (1997). Adaptive intrinsic growth rates: An integration across taxa. *Quarterly Review of Biology* *72*, 149-177.
- Arendt, J. D. (2003). Reduced burst speed is a cost of rapid growth in anuran tadpoles: problems of autocorrelation and inferences about growth rates. *Functional Ecology* *17*, 328-334.
- Arendt, J. D. et D. S. Wilson. (2000). Population differences in the onset of cranial ossification in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*), a potential cost of rapid growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* *57*, 351-356.
- Arendt, J. D., D. S. Wilson et E. Stark. (2001). Scale strength as a cost of rapid growth in sunfish. *Oikos* *93*, 95-100.



- Barnowe-Meyer, K. K., P. J. White et J. A. Byers. (2011). Maternal investment by Yellowstone pronghorn following winter habitat deterioration. *Western North American Naturalist* 71, 222-233.
- Bates, D. et M. Maechler. 2010.lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes.
- Beauplet, G. et C. Guinet. (2007). Phenotypic determinants of individual fitness in female fur seals: larger is better. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 274, 1877–1883.
- Beckman, K. B. et B. N. Ames. (1998). The free radical theory of aging matures. *Physiological Reviews* 78, 547-581.
- Berglund, A. et G. Rosenqvist. (1990). Male limitation of female reproductive success in a pipefish - Effects of body-size differences. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27, 129-133.
- Bernardo, J. (1996). Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist* 36, 83-105.
- Bérubé, C., M. Festa-Bianchet et J. T. Jorgenson. (1999). Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80, 2555-2565.
- Bérubé, C. H., M. Festa-Bianchet et J. T. Jorgenson. (1996). Reproductive costs of sons and daughters in Rocky Mountain bighorn sheep. *Behavioral Ecology* 7, 60-68.
- Billerbeck, J. M., T. E. Lankford et D. O. Conover. (2001). Evolution of intrinsic growth and energy acquisition rates. I. Trade-offs with swimming performance in *Menidia menidia*. *Evolution* 55, 1863-1872.
- Birgersson, B. et K. Ekvall. (1997). Early growth in male and female fallow deer fawns. *Behavioral Ecology* 8, 493-499.
- Birkhead, T. R., F. Fletcher et E. J. Pellatt. (1999). Nestling diet, secondary sexual traits and fitness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 266, 385-390.
- Bize, P., N. B. Metcalfe et A. Roulin. (2006). Catch-up growth strategies differ between body structures: interactions between age and structure-specific growth in wild nestling Alpine Swifts. *Functional Ecology* 20, 857-864.
- Bjorndal, K. A., A. B. Bolten, T. Dellinger, C. Delgado et H. R. Martins. (2003). Compensatory growth in oceanic loggerhead sea turtles: Response to a stochastic environment. *Ecology* 84, 1237-1249.

- Blanckenhorn, W. U. (1999). Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology* 13, 395-409.
- Blaxter, K. L. et W. J. Hamilton. (1980). Reproduction in framed red deer. 2. Calf growth and mortality. *Journal of Agricultural Science* 95, 275-284.
- Blount, J. D., N. B. Metcalfe, K. E. Arnold, P. F. Surai, G. L. Devevey et P. Monaghan. (2003). Neonatal nutrition, adult antioxidant defences and sexual attractiveness in the zebra finch. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270, 1691-1696.
- Bolker, B. (2007). *Ecological Models and Data in R*. (Princeton, Princeton University Press).
- Bowen, W. D., S. L. Ellis, S. J. Iverson et D. J. Boness. (2001). Maternal effects on offspring growth rate and weaning mass in harbour seals. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1088-1101.
- Butlin, R. K. et T. H. Day. (1985). Adult size, longevity and fecundity in the seaweed fly, *Coelopa frigida*. *Heredity* 54, 107-110.
- Charnov, E. L. (2008). Fish growth: Bertalanffy  $k$  is proportional to reproductive effort. *Environmental Biology of Fishes* 83, 185-187.
- Choudhury, S., J. M. Black et M. Owen. (1996). Body size, fitness and compatibility in barnacle geese *Branta leucopsis*. *Ibis* 138, 700-709.
- Clutton-Brock, T. H. (1988). *Reproductive success*. (Chicago, University of Chicago Press).
- Clutton-Brock, T. H., S. D. Albon et F. E. Guinness. (1988). Reproductive success in male and female red deer. T. H. Clutton-Brock, éd. (Chicago: University of Chicago Press), pp. 325-343.
- Coltman, D. W., P. O'Donoghue, J. T. Jorgenson, J. T. Hogg et M. Festa-Bianchet. (2005). Selection and genetic (co)variance in bighorn sheep. *Evolution* 59, 1372-1382.
- Côté, S. D. et M. Festa-Bianchet. (2001). Birthdate, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127, 230-238.
- Couturier, S., S. D. Côté, R. D. Otto, R. B. Weladji et J. Huot. (2009). Variation in calf body mass in migratory caribou: the role of habitat, climate, and movements. *Journal of Mammalogy* 90, 442-452.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. (Chichester, John Wiley & Sons Ltd.).

- Crescenzo, R., L. Lionetti, M. P. Mollica, M. Ferraro, E. D'Andrea, D. Mainieri, A. G. Dulloo *et al.* (2006). Altered skeletal muscle subsarcolemmal mitochondrial compartment during catch-up fat after caloric restriction. *Diabetes* 55, 2286-2293.
- Criscuolo, F., P. Monaghan, A. Proust, J. Skorpilova, J. Laurie et N. B. Metcalfe. (2011). Costs of compensation: effect of early life conditions and reproduction on flight performance in zebra finches. *Oecologia* 167, 315-323.
- Dale, B. W., L. G. Adams, W. B. Collins, K. Joly, P. Valkenburg et R. Tobey. (2008). Stochastic and compensatory effects limit persistence of variation in body mass of young caribou. *Journal of Mammalogy* 89, 1130-1135.
- De Block, M. et R. Stoks. (2008a). Compensatory growth and oxidative stress in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 781-785.
- De Block, M. et R. Stoks. (2008b). Short-term larval food stress and associated compensatory growth reduce adult immune function in a damselfly. *Ecological Entomology* 33, 796-801.
- Dmitriew, C. et L. Rowe. (2007). Effects of early resource limitation and compensatory growth on lifetime fitness in the ladybird beetle (*Harmonia axyridis*). *Journal of Evolutionary Biology* 20, 1298-1310.
- Dmitriew, C. et L. Rowe. (2011). The Effects of Larval Nutrition on Reproductive Performance in a Food-Limited Adult Environment. *Plos One* 6, 6.
- Ellers, J., J. J. M. Van Alphen et J. G. Sevenster. (1998). A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. *Journal of Animal Ecology* 67, 318-324.
- Eriksson, J. G., T. Forsen, J. Tuomilehto, P. D. Winter, C. Osmond et D. J. P. Barker. (1999). Catch-up growth in childhood and death from coronary heart disease: longitudinal study. *British Medical Journal* 318, 427-431.
- Farrell, A. P., W. Bennett et R. H. Devlin. (1997). Growth-enhanced transgenic salmon can be inferior swimmers. *Canadian Journal of Zoology* 75, 335-337.
- Feder, C., J. G. A. Martin, M. Festa-Bianchet, C. Bérubé et J. Jorgenson. (2008). Never too late? Consequences of late birthdate for mass and survival of bighorn lambs. *Oecologia* 156, 773-781.
- Festa-Bianchet, M. (1988). Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Animal Behaviour* 36, 1445-1454.

- Festa-Bianchet, M., J.-M. Gaillard et J. T. Jorgenson. (1998). Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152, 367-379.
- Festa-Bianchet, M. et J. T. Jorgenson. (1998). Selfish mothers: reproductive expenditure and resource availability in bighorn ewes. *Behavioral Ecology* 9, 144-150.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, C. H. Bérubé, C. Portier et W. D. Wishart. (1997). Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 75, 1372-1379.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson, W. J. King, K. G. Smith et W. D. Wishart. (1996). The development of sexual dimorphism: seasonal and lifetime mass changes of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 74, 330-342.
- Festa-Bianchet, M., J. T. Jorgenson et D. Réale. (2000). Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behavioral Ecology* 11, 633-639.
- Festa-Bianchet, M. et W. J. King. (2007). Age-related reproductive effort in bighorn sheep ewes. *Ecoscience* 14, 318-322.
- Fischer, K., I. Zeilstra, S. K. Hetz et K. Fiedler. (2004). Physiological costs of growing fast: does accelerated growth reduce pay-off in adult fitness? *Evolutionary Ecology* 18, 343-353.
- Forsen, T., J. G. Eriksson, J. Tuomilehto, C. Osmond et D. J. P. Barker. (1999). Growth in utero and during childhood among women who develop coronary heart disease: longitudinal study. *British Medical Journal* 319, 1403-1407.
- France, J., J. Dijkstra, J. H. M. Thornley et M. S. Dhanoa. (1996). A simple but flexible growth function. *Growth Development and Aging* 60, 71-83.
- Gaillard, J.-M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison et C. Toïgo. (2000a). Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31, 367-393.
- Gaillard, J. M., D. Delorme et J. M. Jullien. (1993a). Early growth and body weight at the onset of the winter in roe deer (*Capreolus capreolus*). *Mammalia* 57, 359-366.
- Gaillard, J. M., D. Delorme et J. M. Jullien. (1993b). Effects of cohort, sex, and birth date on body development of roe deer (*Capreolus capreolus*) fawns. *Oecologia* 94, 57-61.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, D. Delorme et J. Jorgenson. (2000b). Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 267, 471-477.

- Gallant, B. Y., D. Réale et M. Festa-Bianchet. (2001). Does mass change of primiparous bighorn ewes reflect reproductive effort? *Canadian Journal of Zoology* 79, 312-318.
- Gallego, L., J. A. Gomez, T. Landete-Castillejos, A. J. Garcia, J. A. Estevez, F. Ceacero, V. Pineiro *et al.* (2009). Effect of milk minerals on calf gains and sex differences in mineral composition of milk from Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction* 138, 859-865.
- Geist, V. (1971). *Mountain sheep*. (Chicago, University of Chicago Press).
- Gendreau, Y., S. D. Côté et M. Festa-Bianchet. (2005). Maternal effects on post-weaning physical and social development in juvenile mountain goats (*Oreamnos americanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 237-246.
- Gotthard, K. (2000). Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology* 69, 896-902.
- Gramapurohit, N. P. (2009). Catch-up growth during juvenile life can compensate for the small metamorphic size in *Euphylyctis cyanophlyctis*. *Current Science* 97, 1243-1246.
- Green, W. C. H. et A. Rothstein. (1991). Trade-offs between growth and reproduction in female bison. *Oecologia* 86, 521-527.
- Grether, G. F. (1996). Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50, 1939-1948.
- Hamel, S., J. M. Gaillard, M. Festa-Bianchet et S. D. Côté. (2009). Individual quality, early-life conditions, and reproductive success in contrasted populations of large herbivores. *Ecology* 90, 1981-1995.
- Harman, D. (1956). Aging: A theory based on free radical and radiation chemistry. *Journals of Gerontology* 11, 298-300.
- Hass, C. C. (1995). Gestation periods and birth weights of desert bighorn sheep in relation to other Caprinae. *Southwestern Naturalist* 40, 139-147.
- Hayward, R. S., D. B. Noltie et N. Wang. (1997). Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Transactions of the American Fisheries Society* 126, 316-322.
- Haywood, S. et C. M. Perrins. (1992). Is Clutch Size in Birds Affected by Environmental Conditions during Growth? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 249, 195-197.

- Hector, K. L. et S. Nakagawa. (2012). Quantitative analysis of compensatory and catch-up growth in diverse taxa. *Journal of Animal Ecology* 81, 583-593.
- Hewison, A. J. M. (1996). Variation in the fecundity of roe deer in Britain: effects of age and body weight. *Acta Theriologica* 41, 187-198.
- Hewison, A. J. M. et J. M. Gaillard. (2001). Phenotypic quality and senescence affect different components of reproductive output in roe deer. *Journal of Animal Ecology* 70, 600-608.
- Hewison, A. J. M., J. M. Gaillard, J. M. Angibault, G. Van Laere et J. P. Vincent. (2002). The influence of density on post-weaning growth in roe deer *Capreolus capreolus* fawns. *Journal of Zoology* 257, 303-309.
- Honek, A. (1993). Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos* 66, 483-492.
- Hoppeler, H. et E. R. Weibel. (2005). Scaling functions to body size: Theories and facts. *Journal of Experimental Biology* 208, 1573-1574.
- Hulbert, A. J., R. Pamplona, R. Buffenstein et W. A. Buttemer. (2007). Life and death: Metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiological Reviews* 87, 1175-1213.
- Hutchings, J. A., T. D. Bishop et C. R. McGregor-Shaw. (1999). Spawning behaviour of Atlantic cod, *Gadus morhua*: evidence of mate competition and mate choice in a broadcast spawner. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 97-104.
- Hyslop, N. L., D. J. Stevenson, J. N. Macey, L. D. Carlile, C. L. Jenkins, J. A. Hostetler et M. K. Oli. (2012). Survival and population growth of a long-lived threatened snake species, *Drymarchon couperi* (Eastern Indigo Snake). *Population Ecology* 54, 145-156.
- Jennings, B. J., S. E. Ozanne, M. W. Dorling et C. N. Hales. (1999). Early growth determines longevity in male rats and may be related to telomere shortening in the kidney. *FEBS Letters* 448, 4-8.
- Jobling, M. (2010). Are compensatory growth and catch-up growth two sides of the same coin? *Aquaculture International* 18, 501-510.
- Johnsson, J. J. et T. Bohlin. (2006). The cost of catching up: increased winter mortality following structural growth compensation in the wild. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 1281-1286.

- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard et W. D. Wishart. (1997). Effects of age, sex, disease, and density on survival of bighorn sheep. *Ecology* 78, 1019-1032.
- Jorgenson, J. T., M. Festa-Bianchet, M. Lucherini et W. D. Wishart. (1993). Effects of body size, population density and maternal characteristics on age of first reproduction in bighorn ewes. *Canadian Journal of Zoology* 71, 2509-2517.
- Kirkwood, T. B. L. (2002). Evolution of ageing. *Mechanisms of Ageing and Development* 123, 737-745.
- Kirkwood, T. B. L. et M. R. Rose. (1991). Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 332, 15-24.
- Kojola, I. (1993). Early maternal investment and growth in reindeer. *Canadian Journal of Zoology* 71, 753-758.
- Konarzewski, M., J. Kowalczyk, T. Swierubska et B. Lewonczuk. (1996). Effect of short-term feed restriction, realimentation and overfeeding on growth of Song Thrush (*Turdus philomelos*) nestlings. *Functional Ecology* 10, 97-105.
- Koops, M. A., J. A. Hutchings et T. M. McIntyre. (2004). Testing hypotheses about fecundity, body size and maternal condition in fishes. *Fish and Fisheries* 5, 120-130.
- Kuhi, H. D., E. Kebreab, S. Lopez et J. France. (2003). An Evaluation of Different Growth Functions for Describing the Profile of Live Weight with Time (Age) in Meat and Egg Strains of Chicken. *Poultry Science* 82, 1536-1543.
- Landete-Castillejos, T., A. Garcia, D. Carrion, J. A. Estevez, F. Ceacero, E. Gaspar-Lopez et L. Gallego. (2009). Age-related body weight constraints on prenatal and milk provisioning in Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) affect allocation of maternal resources. *Theriogenology* 71, 400-407.
- Landete-Castillejos, T., A. Garcia, F. R. Lopez-Serrano et L. Gallego. (2005). Maternal quality and differences in milk production and composition for male and female Iberian red deer calves (*Cervus elaphus hispanicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57, 267-274.
- Le Boeuf, B. J. et J. Reiter. (1988). Lifetime Reproductive Success in Northern Elephant Seals. T. H. Clutton-Brock, éd. (Chicago: University of Chicago Press), pp. 344-362.
- Leblanc, M., M. Festa-Bianchet et J. T. Jorgenson. (2001). Sexual size dimorphism in bighorn sheep (*Ovis canadensis*): effects of population density. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1661-1670.

- Lee, W. S., P. Monaghan et N. B. Metcalfe. (2010). The trade-off between growth rate and locomotor performance varies with perceived time until breeding. *Journal of Experimental Biology* 213, 3289-3298.
- Li, D. L., C. Z. Fu, W. Hu, S. Zhong, Y. P. Wang et Z. Y. Zhu. (2007). Rapid growth cost in "all-fish" growth hormone gene transgenic carp: Reduced critical swimming speed. *Chinese Science Bulletin* 52, 1501-1506.
- Lindström, J. (1999). Early development and fitness in birds and mammals. *TREE* 14, 343-348.
- Lopez, S., J. France, W. J. J. Gerrits, M. S. Dhanoa, D. J. Humphries et J. Dijkstra. (2000). A generalized Michaelis-Menten equation for the analysis of growth. *Journal of Animal Science* 78, 1816-1828.
- Madsen, T. et R. Shine. (1993). Male Mating Success and Body Size in European Grass Snakes. *Copeia*, 561-564.
- Madsen, T. et R. Shine. (2000). Silver spoons and snake body sizes: prey availability early in life influences long-term growth rates of free-ranging pythons. *Journal of Animal Ecology* 69, 952-958.
- Mangel, M. et S. B. Munch. (2005). A Life-History Perspective on Short- and Long-Term Consequences of Compensatory Growth. *American Naturalist* 166, 155-176.
- Martin, J. G. A. et M. Festa-Bianchet. (2010). Bighorn Ewes Transfer the Costs of Reproduction to Their Lambs. *American Naturalist* 176, 414-423.
- Martin, J. G. A. et M. Festa-Bianchet. (2011). Age-independent and age-dependent decreases in reproduction of females. *Ecology Letters* 14, 576-581.
- Martin, J. G. A. et M. Festa-Bianchet. (2012). Determinants and consequences of age of primiparity in bighorn ewes. *Oikos* 121, 752-760.
- Martin, J. G. A. et F. Pelletier. (2011). Measuring growth patterns in the field: effects of sampling regime and methods on standardized estimates. *Canadian Journal of Zoology* 89, 529-537.
- Maruyama, K., B. Vinyard, M. K. Akbar, D. J. Shafer et C. M. Turk. (2001). Growth curve analyses in selected duck lines. *British Poultry Science* 42, 574-582.
- Metcalfe, N. B. et C. Alonso-Alvarez. (2010). Oxidative stress as a life-history constraint: the role of reactive oxygen species in shaping phenotypes from conception to death. *Functional Ecology* 24, 984-996.



- Metcalfe, N. B. et P. Monaghan. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution* 16, 254-260.
- Metcalfe, N. B. et P. Monaghan. (2003). Growth versus lifespan: perspectives from evolutionary ecology. *Experimental Gerontology* 38, 935-940.
- Michaelis, L. et M. L. Menten. (1913). The kinetics of the inversion effect. *Biochemische Zeitschrift* 49, 333-369.
- Monaghan, P., A. Charmantier, D. H. Nussey et R. E. Ricklefs. (2008). The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22, 371-378.
- Monaghan, P., N. B. Metcalfe et R. Torres. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters* 12, 75-92.
- Munch, S. B. et D. O. Conover. (2003). Rapid growth results in increased susceptibility to predation in *Menidia menidia*. *Evolution* 57, 2119-2127.
- Nicieza, A. G. et N. B. Metcalfe. (1997). Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: Responses to depressed temperature and food availability. *Ecology* 78, 2385-2400.
- Nilsen, E. B., H. Broseth, J. Odden et J. D. C. Linnell. (2010). The cost of maturing early in a solitary carnivore. *Oecologia* 164, 943-948.
- Nussey, D. H., T. Coulson, D. Delorme, T. H. Clutton-Brock, J. M. Pemberton, M. Festa-Bianchet et J. M. Gaillard. (2011). Patterns of body mass senescence and selective disappearance differ among three species of free-living ungulates. *Ecology* 92, 1936-1947.
- Nussey, D. H., J. Pemberton, J. G. Pilkington et J. D. Blount. (2009). Life history correlates of oxidative damage in a free-living mammal population. *Functional Ecology* 23, 809-817.
- Nylin, S. et K. Gotthard. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology* 43, 63-83.
- Paine, M. D. (1990). Life history tactics of darters (Percidae: Etheostomatiini) and their relationship with body size, reproductive behaviour, latitude and rarity. *Journal of Fish Biology* 37, 473-488.
- Partridge, L. et P. H. Harvey. (1988). The ecological context of life history evolution. *Science* 241, 1449-1455.

- Pascual, P., J. R. Pedrajas, F. Toribio, J. Lopez-Barea et J. Peinado. (2003). Effect of food deprivation on oxidative stress biomarkers in fish (*Sparus aurata*). *Chemico-Biological Interactions* 145, 191-199.
- Pelletier, F., D. Réale, D. Garant, D. W. Coltman et M. Festa-Bianchet. (2007). Selection on heritable seasonal phenotypic plasticity of body mass. *Evolution* 61, 1969–1979.
- Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. (Cambridge, Cambridge University Press).
- Pettorelli, N., J. M. Gaillard, G. Van Laere, P. Duncan, P. Kjellander, O. Liberg, D. Delorme *et al.* (2002). Variations in adult body mass in roe deer: the effects of population density at birth and of habitat quality. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 269, 747-753.
- Pettorelli, N., R. B. Weladji, O. Holand, A. Mysterud et N. C. Stenseth. (2006). The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. *Biology Letters* 1, 24–26.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar et R. D. C. Team. 2012.nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Poissant, J., A. J. Wilson, M. Festa-Bianchet, J. T. Hogg et D. W. Coltman. (2008). Quantitative genetics and sex-specific selection on sexually dimorphic traits in bighorn sheep. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 275, 623-628.
- Porter, T., E. Kebreab, H. D. Kuhl, S. Lopez, A. B. Strathe et J. France. (2010). Flexible alternatives to the Gompertz equation for describing growth with age in turkey hens. *Poultry Science* 89, 371-378.
- Post, E. et N. C. Stenseth. (1999). Climatic variability, plant phenology, and northern ungulates. *Ecology* 80, 1322-1339.
- R Development Core Team. 2010.R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Réale, D. et M. Festa-Bianchet. (2000). Quantitative genetics of life-history traits in a long-lived wild mammal. *Heredity* 85, 593-603.
- Réale, D., M. Festa-Bianchet et J. T. Jorgenson. (1999). Heritability of body mass varies with age and season in wild bighorn sheep. *Heredity* 83, 526-532.

- Rioux-Paquette, E., M. Festa-Bianchet et D. W. Coltman. (2011). Sex-differential effects of inbreeding on overwinter survival, birth date and mass of bighorn lambs. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 121-131.
- Rodriguez-Hidalgo, P., C. Gortazar, F. S. Tortosa, C. Rodriguez-Vigal, Y. Fierro et J. Vicente. (2010). Effects of density, climate, and supplementary forage on body mass and pregnancy rates of female red deer in Spain. *Oecologia* 164, 389-398.
- Rosa, C. E., M. A. Figueiredo, C. F. C. Lanes, D. V. Almeida, J. M. Monserrat et L. F. Marins. (2008). Metabolic rate and reactive oxygen species production in different genotypes of GH-transgenic zebrafish. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology* 149, 209-214.
- Rughetti, M. et M. Festa-Bianchet. (2010). Compensatory Growth Limits Opportunities for Artificial Selection in Alpine Chamois. *Journal of Wildlife Management* 74, 1024-1029.
- Ryan, K. M. et P. V. Lindeman. (2007). Reproductive allometry in the common map turtle, *Graptemys geographica*. *American Midland Naturalist* 158, 49-59.
- Sand, H. (1998). Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Canadian Journal of Zoology* 76, 187-193.
- Schulin-Zeuthen, M., E. Kebreab, J. Dijkstra, S. Lopez, A. Bannink, H. D. Kuhl, J. H. M. Thornley *et al.* (2008). A comparison of the Schumacher with other functions for describing growth in pigs. *Animal Feed Science and Technology* 143, 314-327.
- Simmons, L. W. (1988). Male size, mating potential and lifetime reproductive success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). *Animal Behaviour* 36, 372-379.
- Smith, T. B. (1993). Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* 363, 618-620.
- Sokolovska, N., L. Rowe et F. Johansson. (2000). Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25, 239-248.
- Solberg, E., M. Garel, M. Heim, V. Grotan et B. E. Saether. (2008). Lack of compensatory body growth in a high performance moose *Alces alces* population. *Oecologia* 158, 485-498.
- Soma, M., M. Takahashi, M. Ikebuchi, H. Yamada, M. Suzuki, T. Hasegawa et K. Okanoya. (2006). Early rearing conditions affect the development of body size and song in Bengalese finches. *Ethology* 112, 1071-1078.

- Sorci, G., J. Clobert et S. Belichon. (1996). Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *Journal of Animal Ecology* 65, 781-790.
- Stearns, S. C. (1992). *The Evolution of Life Histories*. (Oxford, Oxford University Press).
- Stoks, R., M. De Block et M. A. McPeck. (2006). Physiological costs of compensatory growth in a damselfly. *Ecology* 87, 1566-1574.
- Tarry-Adkins, J. L., M. S. Martin-Gronert, J. H. Chen, R. L. Cripps et S. E. Ozanne. (2008). Maternal diet influences DNA damage, aortic telomere length, oxidative stress, and antioxidant defense capacity in rats. *FASEB Journal* 22, 2037-2044.
- Valenzuela, N. (2001). Maternal effects on life-history traits in the Amazonian giant river turtle *Podocnemis expansa*. *Journal of Herpetology* 35, 368-378.
- von Zglinicki, T. (2002). Oxidative stress shortens telomeres. *Trends in Biochemical Sciences* 27, 339-344.
- Walsh, M. R., S. B. Munch, S. Chiba1 et D. O. Conover. (2006). Maladaptive changes in multiple traits caused by fishing: impediments to population recovery. *Ecology Letters* 9, 142-148.
- Weladji, R. B. et O. Holand. (2003). Global climate change and reindeer: effects of winter weather on the autumn weight and growth of calves. *Oecologia* 136, 317-323.
- Wilson, P. N. et D. F. Osbourn. (1960). Compensatory Growth after Undernutrition in Mammals and Birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 35, 324-363.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno et C. S. Elphick. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 3-14.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev et G. M. Smith. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. (New York, Springer Science+Business Media).

